

UNIVERSIDAD DE PANAMA

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

PROGRAMA CENTROAMERICANO DE

MAESTRÍA EN ENTOMOLOGIA

**PARASITOIDES ASOCIADOS A CECIDIAS INDUCIDAS POR ESPECIES DE
CYNIPIDAE EN PLANTAS DEL GÉNERO *QUERCUS* (FAGACEAE) EN PANAMA**

VANESSA VICTORIA SANCHEZ SALAZAR

REPUBLICA DE PANAMA

2011

**PARASITOIDES ASOCIADOS A CECIDIAS INDUCIDAS POR ESPECIES DE
CYNIPIDAE EN PLANTAS DEL GÉNERO *QUERCUS* (FAGACEAE) EN PANAMÁ**

TESIS

Sometida para optar al título de Magister en Ciencias con énfasis en Entomología

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

**Permiso para su publicación y reproducción total o parcial, debe ser obtenido en la
Vicerrectoría de Investigación y Postgrado**

Aprobado:

Enrique Mederos Segundo

Asesor

Rector E.B.

Jurado

Roberto Canbrá T.

Jurado

AGRADECIMIENTO

Mis agradecimientos para todas las personas que de una u otra manera me brindaron su apoyo incondicional en la realizacion de esta investigación. Quiero agradecer muy especialmente al Dr. Enrique Medianero a quién considero el mentor de este trabajo. le agradezco por facilitarme un espacio físico para llevar a cabo el mismo y la preparación de imágenes digitalizadas. Nunca olvidare sus valiosos consejos y comentarios siempre oportunos que me ayudaron a superar las dificultades encontradas durante la ejecución de la tesis.

Agradezco también la colaboración de Roberto Cambra, en la revisión taxonómica de las morfoespecies identificadas dentro del material colectado y por aceptar ser parte del jurado calificador al igual que el Dr. Héctor Barrios a quién también agradezco por sus buenos consejos.

A James Coronado mis agradecimientos por su valioso aporte en la identificación de los géneros correspondientes a Ichneumonidae.

Extiendo también las gracias a Miguel Paniagua y al Dr. Paul Hanson por sus colaboraciones en la identificación de las especies concernientes a *Ormyrus*.

Deseo agradecer también al señor Jorge Ceballos del Instituto Smithsonian quien ayudo con las fotografías electrónicas de los ejemplares.

Agradezco a mis compañeros y profesores de la maestría, a quienes siempre recordare por su apoyo emocional y académico en especial cuando por razones de mis turnos laborales rotativos estuve ausente y pude ponerme al día en las materias gracias a los apuntes y material bibliográfico que me brindaron.

A mis familiares y amigos que fueron testigos de desvelos, sacrificios y luchas, les agradezco su motivación, compañía y soporte a través de estos años de estudio.

DEDICATORIA

A mi hijo Diego con todo mi amor
dedico el logro de esta meta que nos pertenece
A través de ti
Dios me brinda la fuerza y el amor
para continuar siempre hacia adelante

*Afronta tu camino con coraje
no tengas miedo de las criticas de los demas
y sobre todo
no te dejes paralizar por tus propias criticas
Paulo Coelho*

INDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCION	3
ANTECEDENTES	7
I Diversidad biología, historia evolutiva y comportamiento de los Hymenoptera parasitoides	7
II Familias de Hymenoptera parasitoides asociadas a agallas de Cynipidae	10
III Avispas inductoras de agallas e inquilinas en <i>Quercus</i>	16
IV Aplicación de redes tróficas en estudios con parasitoides de agallas	19
MATERIALES Y METODOS	22
I Area de estudio	22
II Trabajo de campo y laboratorio	23
III Identificación del material entomológico emergido de las agallas	25
IV Analisis de los datos	27
V Diseño y característica de la red trófica utilizada	29
RESULTADOS	33
I Taxa de parasitoides asociados a cecidias de Cynipidae en plantas del género <i>Quercus</i>	33
II Estructura y diversidad de las comunidades de parasitoides	54
III Redes Semi cuantitativas	68
1 Redes semicuantitativas para 24 especies de Parasitoides	68
2 Redes semicuantitativas para las especies del género <i>Ormyrus</i>	71
DISCUSION	80
I Composición faunística de los parasitoides en las agallas de Cynipidae	80
II Redes tróficas	86
CONCLUSIONES	90
RECOMENDACIONES	92
BIBLIOGRAFIA	93

INDICE DE FIGURAS

Figura 1	Distribución geográfica de las especies del género <i>Quercus</i> en Panamá	30
Figura 2	Camaras utilizadas para la emergencia de parasitoides adultos	32
Figura 3	Habitus de los géneros de Chalcidoidea asociados a las agallas inducidas por especies de Cynipidae en plantas del género <i>Quercus</i>	48
Figura 4	<i>Ormyrus hegelii</i>	49
Figura 5	<i>Ormyrus unifasciatipennis</i>	50
Figura 6	<i>Ormyrus unifasciatipennis</i>	51
Figura 7	<i>Ormyrus venustus</i>	52
Figura 8	<i>Ormyrus venustus</i>	53
Figura 9	Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies <i>Amphibolips</i>	60
Figura 10	Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies de <i>Disholcaspis</i>	61
Figura 11	Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies de <i>Odontocynips</i>	61
Figura 12	Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies de <i>Bassetia</i> y <i>Loxaulus</i>	62
Figura 13	Agallas parasitadas por especies del género <i>Ormyrus</i>	63
Figura 14	Análisis de conglomerados basado en la similitud de los complejos de parasitoides de diez especies de agallas de Cynipidae	67
Figura 15	Análisis Factorial de Correspondencias (AFC) para las especies parasitoides de los tres morfotipos de agallas	68
Figura 16	Red trófica general de los complejos parasitoides de diez agallas inducidas por especies de Cynipidae	73
Figura 17	Red trófica de los parasitoides asociados a las agallas del género <i>Amphibolips</i>	74
Figura 18	Red trófica de los parasitoides asociados a las agallas del género <i>Disholcaspis</i>	75
Figura 19	Red trófica de los parasitoides asociados a las agallas del género <i>Odontocynips</i>	76
Figura 20	Red trófica de los parasitoides asociados a las agallas del género <i>Bassetia</i>	77

Figura 21 Red trófica de los parasitoides asociados a las agallas del género <i>Loxaulus</i>	78
Figura 22 Red trófica de las especies del género <i>Ormyrus</i>	79

INDICE DE CUADROS

Cuadro I	Posición geográfica y altitud de las localidades y sitios de colecta en la República de Panamá	31
Cuadro II	Clasificación de las especies inductoras de agallas parasitadas en plantas de <i>Quercus</i>	64
Cuadro III	Especies de <i>Ormyrus</i> y de agallas parasitadas	65
Cuadro IV	Parámetros estadísticos y diversidad α de los complejos de parasitoides en diez agallas de Cynipidae	66

ABREVIATURAS

a_j numero de especies de parasitoides por	RFM Reserva Forestal Montuoso
sitios a_1 a_j	S numero de especies en la red
C conectancia	Sc vena subcosta
C vena costa	SEM Siglas en Inglés para nombrar el
C_S^T Indice de similitud de rangos multiples	microscopio electrónico de barrido
d densidad de conexión	S_T numero total de especies de parasitoides
ha hectareas	emergidas
L numero de asociaciones o vinculos	STRI Smithsonian Tropical Research
MIUP Museo de Invertebrados de la	Institute
Universidad de Panama	T numero de sitios o hábitats
MNCN Museo Nacional de Ciencias	T II Tergo numero dos
Naturales de Madrid	T III Tergo numero tres
m s n m metros sobre el nivel del mar	T IV Tergo numero cuatro
ORSU siglas del Observatorio de	T VI Tergo numero seis
Responsabilidad Social Universitaria	UCR Universidad de Costa Rica
PCMENT Programa Centroamericano de	USNM Siglas en inglés del Museo Nacional
Maestria en Entomologia de la Universidad	de los Estados Unidos
de Panamá	
R vena radial	
Rs vena radio sectorial	

RESUMEN

Se estudiaron los complejos de parasitoides asociados a agallas inducidas por especies de la familia Cynipidae que se desarrollan en plantas del genero *Quercus* (Fagaceae). El material estudiado proviene de la provincia de Chiriqui de muestreos realizados entre diciembre de 2007 y agosto de 2010. Se determinaron 24 especies de parasitoides de las superfamilias Chalcidoidea e Ichneumonoidea. Las especies de parasitoides pertenecen a los generos *Aprostocetus* Westwood, *Bracon* Fabricius, *Clistopyga* Gravenhorst, *Eupelmus* Dalman, *Eurytoma* Illiger, *Ormyrus* Westwood, *Psenobolus* Reinhard, *Sycophila* Walker y *Torymus* Dalman. Los parasitoides emergieron de agallas con tres formas de habito expuestas (hojas y peciolo) tuberosas y cripticas, de las cuales las que presentaron mayor diversidad y abundancia de parasitoides fueron las agallas expuestas. Entre las especies de agallas expuestas, la inducida por *Amphibolips salicifolia* fue la que presento más especificidad de parasitoides. Para determinar las relaciones entre las especies parasitoides y hospedadoras se construyeron redes tróficas del tipo semi cuantitativas. Todas las redes elaboradas fueron comparadas en terminos de similitud de sus complejos de parasitoides utilizando para esto analisis de conglomerados (cluster) así como el indice de similaridad de rangos multiples. De todas las especies identificadas, aquellas pertenecientes a *Ormyrus* emergieron de un mayor numero de agallas, particularmente de habito expuesto.

ABSTRACT

The structure and composition of the assemblage of parasitoids associated to galls induced by species of Cynipidae in plants of the genus *Quercus* (Fagaceae) were studied. Field data come from samples obtained from Chiriquí province between December 2007 to August 2010. Twenty four species of parasitoids of superfamilies Chalcidoidea and Ichneumonoidea were identified. The parasitoid species belonging to the genera *Aprostocetus* Westwood, *Bracon* Fabricius, *Clistopyga* Gravenhorst, *Eupelmus* Dalman, *Eurytoma* Illiger, *Ormyrus* Westwood, *Psenobolus* Reinhard, *Sycophila* Walker y *Torymus* Dalman. Parasitoids emerged from three forms of galls habit: exposed (in leaves and petioles), tuberous and cryptic. The exposed gall presented the greatest diversity and abundance of parasitoids. Among the species of galls exposed, *A. salicifolia* was the one with more specificity of parasitoids. Food webs semi-quantitative were constructed to determine the relationship between host species and its parasitoid. All the networks were compared in terms of similarity of the assemblage of parasitoids using cluster analysis and a multiple similarity index. Among all the species identified, those belonging to *Ormyrus* emerged from a large number of galls, particularly exposed.

INTRODUCCIÓN

Con mas de 115 000 especies descritas Hymenoptera es uno de los ordenes de insectos mas diversos que existe (Hanson y Gauld 2006) Dentro de este orden las especies con hábito parasitoide constituyen uno de los grupos más importantes dentro de los ecosistemas terrestres ya que interactuan con un numero plural de otros organismos principalmente a través de la regulacion de las poblaciones de herbivoros (Godfray 1994) Los diversos grupos de herbivoros son atacados por un numero variable de especies de parasitoides siendo conocido tal conjunto de especies asociadas como complejo de parasitoides (Hassell y May 1986 Mill 1993) Por lo tanto el numero de especies que forman los complejos de parasitoides depende en gran medida del hábito alimenticio del hospedador (Hawkins y Lawton 1987 Hawkins 1988 1990) Diferente a lo que se creia hace unas décadas entre las especies de herbivoros las que presentan la capacidad de inducir fitocecicias (agallas) están entre las mas vulnerables al ataque de las especies de parasitoides (Stone y Schonrogge 2003) Por ejemplo las agallas inducidas por especies de la familia Cynipidae constituyen puntos calientes ecologicos ya que proporcionan la base para una multitud de especies animales principalmente otros insectos (Nieves Aldrey 2001 Askew *et al* 2006) Las comunidades asociadas a estas agallas se estructuran en varios niveles tróficos formando redes a veces muy complejas integradas por insectos inquilinos parasitoides y sucesores (Askew 1984) En el tejido de las agallas además de la larva o larvas del Cynipidae inductor viven también las larvas fitófagas de otras especies de esta misma familia que no pueden inducir la formacion de agallas estos son los inquilinos que puede ser letales o no letales Dependiendo de estas larvas se estructura el nivel trofico compuesto de Hymenoptera parasitoides cuyas larvas viven a expensas de las del Cynipidae inductor de los inquilinos y de otros parasitoides en cuyo ultimo caso son

hiperparasitoides (Nieves Aldrey 2001) Los parasitoides asociados a las agallas de Cynipidae pertenecen en su mayor parte a la superfamilia Chalcidoidea, aunque tambien aparecen algunas especies aisladas de Ichneumonidae y Braconidae (Askew 1984 Nieves Aldrey 2001 Hayward y Stone 2005) Dentro de la superfamilia Chalcidoidea una de las familias que presenta mayor asociacion a las cecidias es la familia Ormyridae Esta pequeña familia de tres generos y 126 especies a nivel mundial es pobremente conocida en el Neotropico donde solo cuatro especies han sido citadas Taxonomicamente la familia está constituida por tres géneros el primero *Ormyrus* Westwood 1832 agrupa 124 especies mientras que los dos restantes generos *Ormyrus* Boucek 1986 y *Eubeckerella* Narendran 1999 son monotipicos

Generalmente los vinculos tróficos entre hospedador y parasitoide se pueden establecer con relativa facilidad para muchas comunidades a traves de la elaboracion y estudio de redes troficas las cuales han evolucionado y mejorado continuamente como una herramienta fundamental en ecologia de comunidades para la descripción de relaciones troficas entre poblaciones de diferentes especies animales y vegetales (Polis y Winemiller 1996) y ofrecen la posibilidad de vincular el campo de la biologia de parasitoides con el del estudio de la dinámica poblacional y la ecologia del comportamiento lo cual es esencial en la interpretación de los patrones de diversidad de parasitoides (Memmott y Godfray 1992 1994) Es por esta razón que la mayoría de las redes se construyen para explicar el flujo de energia a través de las comunidades en grandes complejos o asociaciones de especies (Cohen 1978 Cohen *et al* 1990 Pimm 1982 Pimm *et al* 1991)

Los parasitoides han atraido la atención de un gran numero de entomólogos y ecologos que han estudiado algun aspecto de su biologia y por tanto la literatura contiene un gran numero de registros relativos a interacciones parasitoides – hospedadores En Europa, ha sido

recientemente estudiada la fauna de parasitoides y sus redes tróficas asociadas a agallas de Cynipidae (Askew *et al* 2006 Gomez 2007) sin embargo con pocas excepciones (Paniagua *et al* 2009 Cuevas Reyes *et al* 2007) el conocimiento de estas comunidades asociadas a las agallas en el Neotrópico es nulo Por lo cual se hace imperioso la realización de inventarios de diversidad biológica ante el avance de la fragmentación de los ecosistemas debido principalmente a las actividades humanas relacionadas con la agricultura y la ganadería

La presente tesis forma parte de una investigación donde se realizó el primer estudio sistemático de los Cynipidae (Hymenoptera Cynipoidea) de Panamá, en el cual se estudiaron la taxonomía faunística, riqueza de especies biología y relaciones ecológicas de los Cynipidae inductores de agalla (tribu Cynipini) de Panamá y de su comunidad asociada de Cynipidae inquilinos (tribu Synergini) Por lo que con esta investigación pretendemos estudiar la riqueza y relaciones tróficas de las especies del orden Hymenoptera que parasitan cecidias inducidas por avispa de la familia Cynipidae en plantas del género *Quercus* en Panamá Este trabajo representa el primer esfuerzo en conocer los complejos de parasitoides y sus relaciones tróficas en las especies neotropicales de la tribu Cynipini de la familia Cynipidae

Debido a los patrones de co especiación entre las especies de inductores de cecidias de la familia Cynipidae (tribu Cynipini) y sus plantas hospedadoras esperamos encontrar complejos de parasitoides más similares y/o específicos entre las especies de inductores de un mismo género de la familia Cynipidae (hipótesis de similaridad por Co especiación) De igual manera tomando en cuenta que la estructura morfológica (interna y externa) así como la ubicación de la agalla dentro de la planta sirve de señal a las diferentes especies de parasitoides esperamos encontrar complejos de parasitoides más similares entre agallas inducidas en órganos de estructura similar (hipótesis de similaridad estructural del hospedador)

Los objetivos particulares de esta investigación son (i) identificar las especies de parasitoides asociados a 10 agallas inducidas por especies de los géneros *Amphibolips* *Disholcaspis* *Odontocynips* *Bassetia* y *Loxaulus* de la tribu Cynipini (Hymenoptera Cynipidae) (ii) identificar las especies de la familia Ormyridae presentes en 65 agallas inducidas por especies de Cynipidae colectadas en Panama, (iii) determinar la estructura de los complejos parasitoides asociados a cada una de estas 10 agallas (iv) determinar el grado de especificidad de las especies de parasitoides y (v) construir redes tróficas semicuantitativas de las especies parasitoides emergidas de las 10 agallas y de las especies de la familia Ormyridae encontradas en 65 agallas en Cynipidae de Panama

ANTECEDENTES

I Diversidad, biología, historia evolutiva y comportamiento de los Hymenoptera parasitoides

El orden Hymenoptera constituye junto a Coleoptera, Lepidoptera y Diptera uno de los cuatro grupos hiperdiversos de insectos. En la actualidad se conocen entre 120 000 y 200 000 especies de himenópteros pero estimaciones recientes apuntan a que su diversidad real es probablemente mucho mayor (del orden de 250 000 a 500 000 especies) rivalizando con la de los coleopteros y el puesto de grupo de insecto más diverso (Gaston 1991, LaSalle y Gauld 1993, Gauld y Hanson 1995a, Gaston *et al* 1996). Esta suposición se apoya en el hecho de que algunas de las superfamilias del grupo con mayor número de especies están integradas por parasitoides de muy pequeño tamaño los cuales están aun muy deficientemente estudiadas especialmente en las zonas tropicales donde se cree que su diversidad potencial es muy alta.

Los parasitoides son componentes principales y organismos de referencia de muchos ecosistemas terrestres que juegan un papel esencial en el mantenimiento espacio – temporal de las comunidades que soportan sus complejos (Godfray 1994) representan el 25% de las formas de insectos siendo superados actualmente por los fitófagos (Althoff 2003). La historia natural de los parasitoides revela en su evolución una gran variedad de estrategias y comportamientos para alcanzar satisfactoriamente los recursos alimenticios que les permitan sobrevivir y reproducirse.

Los Hymenoptera parecen haberse originado alrededor de la última mitad del Triásico y los fósiles de ese periodo son conocidos de Asia Meridional (en Fergana y Uzbekistán) y Australia (Victoria) (Jell y Duncan 1986 Rasnitsyn 1988) Durante el Jurásico temprano entre 180 200 millones de años los Hymenoptera mostraron su primera diversificación y los primeros grupos de parasitoides conocidos hicieron su primera aparición en los registros fósiles El comportamiento parasitoide fue probablemente una innovación de los Hymenoptera La espectacular diversificación de los Parásitos desde finales del Jurásico y a lo largo del periodo Cretácico (≈ 145 Millones de años) refleja las enormes posibilidades de este modo de vida, que ha sido determinante que en la actualidad el tipo de vida parasitoide constituya el componente mayoritario de la diversidad de los Hymenoptera y uno de los más numerosos del conjunto de los insectos (Nieves Aldrey y Fontal – Cazalla, 1999) En su evolución las avispas parasitoides han logrado operar en un nivel trófico alto por lo cual tienden a ser altamente especializadas (Shaw 2006)

Tradicionalmente los Hymenoptera parasitoides han sido ubicados en la sección parasítica o Terebrantes una de dos secciones del suborden Apocrita (Gauld y Bolton 1988) Sin embargo estudios filogenéticos lo señalan como un conjunto parafilético artificial de superfamilias por lo que su mantenimiento como categoría taxonómica válida en la clasificación actual parece difícilmente defendible Como consecuencia de los referidos estudios cladísticos se está cuestionando la clasificación tradicional del nivel suprafamiliar del orden y aceptando la de superfamilia (Hanson y Gauld 1995) Sin embargo las categorías Symphyta y Apocrita así como las subdivisiones Parasítica y Aculeata, siguen siendo útiles como fácil medio de separar grandes grupos de Hymenoptera en el aspecto biológico así que han seguido siendo usadas por muchos autores (Goulet y Huber 1993)

A pesar que el termino parasitoide fue introducido por Reuter en 1913 y acuñado por Flanders no es hasta hace poco mas de veinte años que ha sido universalmente aceptado (Godfray 1994) Los parasitoides son insectos holometábolos cuyas formas adultas son de vida libre las cuales se alimentan de nectar y polen siendo la hembra quien presenta comportamiento de búsqueda o rasgos físicos especializados que le permiten alcanzar a un hospedador del mismo Phylum (Stone y Schonrogge 2003) Una vez ubicado su hospedador la hembra deposita uno o varios huevos o una o varias larvas los cuales crecen alimentandose del tejido del hospedador este ultimo muere inmediata o progresivamente en esta relacion (Waage y Greathed 1986)

Los parasitoides pueden ser divididos en dos categorias de acuerdo al lugar donde se desarrollan en el hospedador Cuando se desarrollan dentro del cuerpo del hospedador son conocidos como endoparasitoides mientras que si se desarrollan en la parte externa del hospedador aun cuando sus partes bucales están enterradas en el cuerpo de este se conocen como ectoparasitoides También pueden ser clasificados en gregarios cuando un gran numero de individuos se alimentan de un hospedador o solitarios cuando solamente un individuo se alimenta de un hospedador Además se han logrado observar otras estrategias en el parasitoidismo con respecto a la localización y utilizacion del recurso disponible por ejemplo cuando un hospedador ha sido atacado por un parasitoide y consecuentemente otro parasitoide de la misma especie vuelve a depositar en este hospedador un huevo se dice que se ha dado un superparasitismo en el caso que una especie diferente coloque sus huevos en un hospedador ya invadido ha ocurrido un multiparasitismo también se presenta el caso del hiperparasitoidismo en el cual una especie de parasitoide deposita sus huevos y sus larvas se alimenten no del hospedador sino del parasitoide que esta presente en este (Godfray 1994)

Ademas de las formas de localizar y utilizar el recurso los parasitoides pueden separarse de acuerdo a la forma de intervenir en el desarrollo normal de sus hospedante en idiobiontes cuando causan una parálisis permanente o la muerte del hospedante y en koinobiontes si le permiten al hospedante continuar su crecimiento (Askew y Shaw 1986)

II Familias de Hymenoptera parasitoides asociadas a agallas de Cynipidae

En el caso de las agallas inducidas por avispas de la familia Cynipidae los parasitoides son cualitativamente como cuantitativamente el componente mayoritario de la entomofauna primaria ligada a estas pertenecen fundamentalmente a Hymenoptera de la superfamilia Chalcidoidea Chalcidoidea es una de las superfamilias mas diversa dentro del orden Hymenoptera en la cual la mayoría de las especies desarrollan habitos de vida parasitoide respecto a otros insectos pero también puede incluir otras formas con diferentes estrategias biológicas como la gallicola o fitófaga Las principales familias de parasitoides dentro de Chalcidoidea asociadas con agallas de Cynipidae son Eurytomidae Torymidae Pteromalidae Eupelmidae Eulophidae y Ormyridae (Askew *et al* 2006) Esta ultima familia en el Neártico y en el Neotrópico parece estar restringida a agallas formadas por Hymenoptera, especialmente de Cynipidae en arboles de *Quercus* (Fagaceae) así como a especies de Pteromalidae A las agallas inducidas por las especies de Cynipidae también pueden estar asociadas otras especies de Hymenoptera de las familias Braconidae e Ichneumonidae (Nieves Aldrey 1998 y 2001 Askew 1984 Hayward y Stone 2005)

Entre las principales características de las familias asociadas a las agallas de Cynipidae podemos mencionar

Familia Eurytomidae

Es una familia cosmopolita con mas de 1 400 especies en todo el mundo y 87 generos (Noyes 2002) de los cuales al menos 32 aparecen en el Neotrópico. Sus caracteres morfológicos más conspicuos son: cuerpo con superficie muy esclerosada y punteada; pronoto en vista dorsal cuadrado a rectangular; alas delanteras con vena marginal comunmente más larga que la vena estigmal y la vena posmarginal siempre presente pero a veces muy corta. El metasoma frecuentemente comprimido lateralmente y de aspecto circular u ovalado. El ovipositor habitualmente escondido. Con tipos de vida variados: entomófagos, fitófagos, gallicolas, seminivoros, ectoparasitoides o hiperparasitoides de larvas de insectos gallicolas, barrenadores o minadores (Nieves Aldrey y Fontal Cazalla, 1999).

Familia Torymidae

Es una familia de tamaño moderado con 63 géneros sin considerar los generos fosiles y casi 1150 especies descritas en todo el mundo (Hanson y Gauld 2006). A nivel neotropical existen seis de las siete tribus conocidas. Comprende especies con un diverso espectro de hábitos (Hanson y Gauld 1995) desde fitófagos hasta parasitoides. Las especies de esta familia son micro Hymenoptera, casi siempre de color verde o azul metálico en ocasiones totalmente amarillos. Su superficie con poca esculturación en comparación con Eurytomidae. Alas delanteras casi siempre con vena marginal muy larga mientras que las venas postmarginal y estigmal muy cortas. Coxa trasera usualmente 1.5 a 3 veces mas larga que la delantera. El ovipositor siempre se extiende mas alla del ápice del metasoma a veces más largo que el cuerpo.

Familia Ormyridae

Es una de las familias mas pequeñas de Chalcidoidea, se han descrito 126 especies y tres géneros a nivel mundial (Noyes 2002) Los generos *Eubeckerella* (Malaysia) y *Ormyrus* (India) constan de una sola especie cada uno (monotipicos) mientras que *Ormyrus* de distribucion cosmopolita, posee 124 especies pero en el Neotropico es aun pobremente conocida con solo cuatro especies citadas *O unifasciatipennis* *O venustus* *O thymus* y *O brasiliensis* (Hanson y Gauld 1995 Nieves Aldrey *et al* 2007)

Las especies de la familia Ormyridae comparten algunos caracteres con la familia Torymidae entre ellos el aspecto de la coxa posterior la coloracion azul o verde metálica y la venacion alar Sin embargo pueden ser fácilmente separados porque Ormyridae presenta el metasoma muy esclerosado y profusamente esculpido por lo general con dos hileras transversales de fóveas muy grandes en la parte basal de los tergos medios seguida de una hilera de setas grandes que da un aspecto de borde ondulado Son parasitoides que se desarrollan en las agallas de plantas y en America se asocian casi exclusivamente a agallas de Hymenoptera, en particular aquellas de Cynipidae y tambien de Pteromalidae

Familia Pteromalidae

Es una de las familias con mas especies descritas 3 500 en 600 generos (Noyes 2002) De distribucion cosmopolita, pero en el Neotropico ha sido imposible ofrecer un estimado porque faltan más estudios se piensa que pueden haber alrededor de 155 generos descritos pero aun pueden haber muchos más generos nuevos (Hanson y Gauld 2006) Aunado al hecho de ser una familia difícil de caracterizar esta la carencia de claves para los géneros del Neotrópico por lo cual para llegar a una identificación mas cercana se utilizan claves de

Norteamérica y Australasia, pero incluso podrían no aparecer en estas claves y corresponder a especies nuevas. Entre algunos caracteres que ayudan a su identificación están la forma del pronoto que varía de muy corto a subrectangular, ala delantera habitualmente con vena marginal varias veces más larga que ancha y con venas postmarginal y estigmal generalmente bien desarrolladas, metasoma subpeciolado a claramente peciolado.

La mayoría de los Pteromalidae son probablemente idiobiontes ectoparasíticos. Las especies asociadas a agallas pueden desarrollarse como inquilinos, en cuyo caso se alimentarían del tejido de la agalla, y/o como ectoparasitoides de larvas, de pupas o incluso de adultos de insectos formadores de agallas o de otros insectos que se encuentran en el interior de la agalla (Askew 1961 c). La koinobiosis se ha observado por el momento en Pteromalidae endoparasitoides de dípteros (Hanson y Gauld 2006).

Familia Eupelmidae

A nivel mundial comprende 45 géneros y cerca de 900 especies; su diversidad es mayor en climas cálidos (Noyes 2002). En el Neotrópico se han descrito alrededor de 31 géneros, lo cual representa poco más de la mitad de los géneros en todo el mundo y se han identificado 143 especies (Hanson y Gauld 2006).

En su morfología se observa que al menos dos tercios de la mesopleura presentan la forma de una placa alargada, casi siempre convexa y algo abultada, coxa media situada hacia la parte posterior de la mesopleura y más cercana a la coxa posterior.

La biología de los Eupelmidae se basa en estudios de especies del hemisferio norte y muy escasamente de aquellas del Neotrópico, los cuales señalan que estos parasitoides se desarrollan como idiobiontes ectoparasíticos o depredadores de los estados inmaduros de otros

artropodos especialmente de los que se ocultan en tejido vegetal o sacos de seda No se conoce koinobiosis en esta familia (Hanson y Gauld 2006)

Familia Eulophidae

Es probablemente la familia con el mayor numero de especies en la superfamilia Chalcidoidea, y sus miembros son los más recolectados en todos los ambitos geograficos Hasta el momento se han descrito unas 4 000 especies y 280 generos en todo el mundo de estos en el Neotropico han sido citadas unas 500 especies y 120 géneros (Hanson y Gauld 2006) Sus miembros generalmente son muy pequeños respecto a otros Chalcidoidea generalmente de cuerpo suave por lo cual el exoesqueleto se colapsa con la muerte Se caracterizan por presentar axilas delante de la sutura entre el mesoescudo y el escutelo El ovipositor suele estar escondido o protuberante

Son parasitoides de insectos holometabolos sobre todo de aquellos que viven ocultos dentro de tejido vegetal como los insectos minadores los enrolladores de hojas y los inductores de agallas Existen especies solitarias y gregarias ectoparasitoides y endoparasitoides idiobiontes y koinobiontes Los parasitoides primarios parecen ser más comunes que los hiperparasitoides Las especies solitarias suelen atacar hospederos pequeños mientras que las especies gregarias se han encontrado en hospederos mas grandes

Familia Ichneumonidae

Los Ichneumonidae son un grupo numeroso y cosmopolita Se desconoce su tamaño exacto pero Townes (1969) estima una cifra de 60 000 especies que podria ser mayor con los datos de los ultimos años a traves de las colectas realizadas solo en el trópico sudamericano

De las 38 subfamilias de Ichneumonidae 31 aparecen en el Neotropico las siete restantes estan basicamente restringidas a la región Holártica De las 31 subfamilias neotropicales cuatro aparecen unicamente en las zonas templadas de Sudamerica Aunque las relaciones filogeneticas de las subfamilias de Ichneumonidae no se han resuelto hay tres agrupaciones naturales Pimpliformes Ophioniformes e Ichneumoniformes (Hanson y Gauld 2006) Las especies de Ichneumonidae se caracterizan por presentar antenas casi siempre con más de 16 segmentos no geniculadas y habitualmente con el apice no clavado mandíbula usualmente bidentada, rara vez unidentada o de apariencia tridentada Alas delanteras casi siempre con cuatro o más celdas cerradas primera celda discal unida a celdas submarginales para formar una sola celda discosubmarginal celda costal y subcostal obliteradas por fusion virtual de C+Sc+R+Rs pterostigma presente Por lo general con T II y T III separados

La mayoría de los Ichneumonidae son parasitoides de insectos holometabolos y menos comunmente de arañas (Gauld y Dubois 2006) Muchos parasitoides son idiobiontes ectoparasiticos o koinobiontes endoparasiticos pero también se dan los casos contrarios idiobionte endoparasitico o koinobionte ectoparasitico El hiperparasitismo es mucho mas comun en Ichneumonidae que en Braconidae pero el parasitismo gregario es menos comun (Hanson y Gauld 2006 Gauld 1991)

Familia Braconidae

Es una familia de distribucion cosmopolita, considerada la segunda familia mas grande de Hymenoptera despues de Ichneumonidae (Achterberg 1988 c) con 15 000 especies descritas pero con estimaciones probables de 100 000 Al igual que Ichneumonidae presenta problemas en sus relaciones filogeneticas De las 36 subfamilias presentes en el Neotropico

23 son koinobiontes endoparasíticas seis idiobiontes ectoparasíticas y una koinobionte ectoparasítica. Al igual que Ichneumonidae se caracteriza por tener antenas filiformes no geniculadas con más de 14 segmentos pero se distinguen rápidamente porque Braconidae no presenta la celda discosubmarginal que posee Ichneumonidae en las alas delanteras y la vena 2m cuando esta ausente (Shaw 1995). Los Braconidae del Neotrópico ocupan prácticamente todos los hábitats terrestres y sobre todo las áreas húmedas y boscosas son frecuentes también en espacios abiertos y secos.

III Avispas inductoras de agallas e inquilinas en *Quercus*

Dentro del orden Hymenoptera 10 familias tienen capacidad cecidogena, es decir inducen la formación de agallas en plantas pero las inducidas por la familia Cynipidae son las más complejas no solo dentro del orden Hymenoptera sino de la Clase Insecta. La agalla o cecidia es el resultado de reacciones químicas y fisiológicas provocadas por la acción de alimentación u oviposición las cuales modifican la morfología de partes de la planta hospedera haciendo que adquieran un importante valor nutricional. Estas modificaciones en los tejidos de plantas se aprecian en el crecimiento anormal de las células fenómeno conocido como hipertrofia y en la multiplicación anormal de las células lo cual se conoce como hiperplasia. Por tanto la cecidogénesis o formación de agallas ofrece un microhábitat muy atractivo para el desarrollo no solo de los insectos que las inducen sino para una comunidad de insectos asociados como es el caso de los parasitoides cuyo desarrollo depende del inductor de la agalla y otros insectos asociados dentro de este complejo. Las características de ambos agalla y parasitoide son factores que inciden en la vulnerabilidad del hospedador. En el caso del parasitoide el desarrollo de un ovipositor especializado utilizado para punzar al

hospedador y depositar en este los huevos puede presentar variaciones en la longitud que determinan el rango del tamaño de la agalla que podría ser atacada con éxito (Weis *et al* 1985 Price y Clancy 1986) Askew (1975 1961 a y c) y Weis (1982a) también consideran que la vulnerabilidad de un hospedador puede disminuir dependiendo de las características propias de la agalla, por ejemplo si es grande o dura, el hospedador queda fuera del alcance o se vuelve impenetrable para algunas especies de parasitoides

Con pocas excepciones las especies de la tribu Cynipini inducen sus agallas en especies del género *Quercus*. Las especies del género *Quercus* pertenecen a la familia Fagaceae son conocidas popularmente como robles o encinos y constituyen elementos muy importantes de los bosques nubosos de Centroamérica. El género *Quercus* de origen Holártico tiene uno de sus dos principales centros de diversificación en México donde 161 especies han sido determinadas (Valencia Avalos 2004). Según Oh y Manos (2008) durante las últimas dos glaciaciones cuando las condiciones climáticas fueron adecuadas las especies de árboles del género *Quercus* se distribuyeron por las montañas de Centroamérica, logrando llegar hasta el altiplano de Santa Fe de Bogotá, Colombia, hace aproximadamente unos 340 000 años (Kappelle 1996). Panamá puede ser considerado el límite de distribución del género ya que solo una especie (*Q. humboldti*) ha sido citada de Colombia. En Panamá han sido citadas veinte especies del género *Quercus* de las cuales actualmente solo nueve son consideradas válidas (Correa *et al* 2004). Existe gran interés en el estudio del género *Quercus* debido a su alta diversidad y a su importancia ecológica y económica. Sin embargo la riqueza específica a nivel mundial para el género *Quercus* es difícil de precisar. Diversos problemas dificultan conocer el número exacto de especies del género *Quercus* en las diferentes regiones donde este se desarrolla, entre las que podemos mencionar como más importantes la gran variación morfológica específica (aun dentro de un mismo

individuo) la escasez, carencia e inaccesibilidad del material tipo y de la literatura original descripciones originales deficientes existencia de sinonimias en las descripciones de muchas de las especies y la frecuente hibridación de las mismas (Valencia Avalos 2004 Nixon 2006)

Las especies de *Quercus* interactúan con insectos formadores de agalla, especialmente con avispas de la familia Cynipidae (Rokas *et al* 2003) de las cuales se sabe aparecieron a finales del Mesozoico hacia el Cretácico Muchos de estos Cynipidae están restringidos a una o pocas especies hospedadoras (Burk 1979 y Abrahamson *et al* 2003) sugiriendo una gran especificidad Cada especie induce agallas muy complejas y características que conducen a fuertes variaciones en forma, tamaño y estructura (Stone y Cook 1998)

Un importante componente de las agallas son los Cynipidae inquilinos estos carecen de la facultad que presentan la mayor parte de los Cynipidae para inducir agallas y sus larvas fitófagas viven a expensas de las agallas producidas por otros Cynipidae Esta relación en la que el inquilino es filogenética y taxonómicamente cercano a su hospedador se ha denominado agastoparasitismo (Ronquist 1994) Aunque sin capacidad cecidogena, a menudo las larvas de los inquilinos tienen el efecto de modificar de algún modo las agallas hospedadoras bien ensanchándolas atrofiándolas o deformándolas en mayor o menor medida, estos efectos son dependientes de la etapa de desarrollo de la agalla en la que se produce el ataque según si este entraña o no la muerte del Cynipidae anfitrión (Nieves Aldrey 2001) El huevo del inquilino se deposita en el interior de la agalla en crecimiento y la larva fitófaga se alimenta de los tejidos de aquella Aunque normalmente se desarrolla sin perjuicio para la larva del Cynipidae inductor hay especies que invariablemente depositan sus huevos cerca de su cámara larval ocasionándole la muerte bien de forma directa o indirecta al formar sus propias cámaras larvales a expensas de la del propietario original (Nieves Aldrey 2001) Estas especies de

inquilinos se denominan letales ya que siempre producen la muerte del inductor de la agalla. Las especies inquilinas desempeñan un importante papel en las comunidades asociadas con agallas de Cynipidae y afectan en gran medida la supervivencia del Cynipidae inductor y la complejidad de las comunidades de parasitoides asociadas con distintos tipos de agallas.

IV Aplicación de redes tróficas en estudios con parasitoides de agallas

Las redes alimenticias o tróficas han sido fundamentales para la investigación ecológica, ya que representan propiedades importantes de las especies y de la arquitectura básica de los ecosistemas. Estas informan sobre los flujos de energía, las rutas del ciclo de la energía, la topología de las interacciones tróficas y los hábitos alimenticios de especies individuales. Estas son cruciales para entender cómo las comunidades están organizadas y trabajan los ecosistemas (Jordan 2003 y Dunne *et al* 2002). Mucho más, una red trófica también nos dice implícitamente dónde podemos esperar encontrar tipos de interacciones indirectas que son medidas solo por vínculos tróficos directos (explotación por competencia, competencia aparente y el efecto de cascada trófica). Otros tipos de efectos indirectos (defensas indirectas, mutualismo indirecto) que no pueden ser leídos de las redes tróficas (Menge 1995, Abrams *et al* 1996). Pero con el fin de ganar toda la información, se construyen redes tróficas en bases metodológicas sólidas.

Con el tiempo, el estudio de redes tróficas tuvo mejoras notables en la obtención y análisis de los datos, lo cual permitió una exitosa descripción y creación de modelos que mostraran las propiedades generales de las redes entre los ecosistemas incluyendo cómo varían las propiedades con la riqueza de especies, la resolución y el esfuerzo de muestreo (Dunne *et al* 2002).

Desde hace un par de décadas autores como Askew (1961a) a través de la construcción de redes tróficas como herramientas de ayuda, realizaron los primeros intentos importantes para investigar sistemáticamente comunidades de parasitoides de cualquier tamaño en especial aquellas conformadas por Cynipidae inductores de agallas en plantas de *Quercus* y sus parasitoides en las regiones templadas del Hemisferio norte (Blair 1944 Askew 1961a Gomez Sánchez 2007) principalmente en áreas como Europa Gran Bretaña, Norteamérica y el Paleártico Oeste (Askew *et al* 2006) sin embargo con pocas excepciones (Paniagua *et al* 2009 Cuevas Reyes 2007) estas asociaciones son totalmente desconocidas en los trópicos. En efecto la entomofauna asociada a las agallas de Cynipidae es compleja y diversa hasta el punto que pueden ser consideradas «puntos calientes» ecológicos. En este sentido albergan una fauna asociada integrada fundamentalmente por tres niveles tróficos: inquilinos, parasitoides y sucesores, con gran cantidad de especies interrelacionadas entre sí en complejas redes tróficas (Askew 1961a, 1975, 1984 Csoka *et al* 2005 Hawkins y Goeden 1984 Hayward y Stone 2005 Memmott y Godfray 1992 Price y Clancy 1986 Redfern y Askew 1992 Shorthouse 1973 Wiebes Rijk y Shorthouse 1992).

Con los parasitoides se han trabajado en tres clases de redes tróficas fundamentales: las redes de conectancia, las cuales son un sistema de respuestas binarias ya que solo registran la presencia o ausencia de interacción o vínculos entre dos especies de hospedadores y parasitoides; las redes semi cuantitativas o cualitativas que adicionalmente proveen información sobre el número relativo de especies de parasitoides diferentes encontrados en cada especie de hospedador; es decir muestra las proporciones en las cuales se encuentra cada especie de parasitoide en un hospedador dado de modo que brindan información sobre diferencias entre las especies vinculadas. Finalmente están las redes cuantitativas que

incorporan información numérica sobre las magnitudes del flujo de energía (Jordán 2003) y abundancia relativa de especies hospedadoras diferentes de manera que las densidades de todos los hospedadores parasitoides e interacciones hospedero – parasitoides son expresados en la misma unidad. Las redes pueden ser también categorizadas por la distribución espacial y temporal de los datos utilizados en su construcción. Algunas redes utilizan datos de una comunidad particular, otras toman en cuenta datos de una o varias estaciones del año, mientras que otras combinan datos de un número de sitios geográficos y ecosistemas (Memmott y Godfray 1992, Memmott *et al.* 1994).

MATERIALES Y METODOS

I AREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrollo en diecinueve sitios a lo largo de la Republica de Panamá, donde se colectaron las cecidias inducidas por especies de la familia Cynipidae sobre los arboles del genero *Quercus* (Fig 1) Dieciséis de estos sitios estan localizados en el occidente del pais en la provincia de Chiriqui dentro de la Cordillera Central los otros tres sitios se encontraban en las provincias de Coclé (Cerro Gaital en El Valle de Anton) Herrera (El Montuoso en las Minas) y hacia el sector oriental en el Cerro Chucanti (Chepigana Darien a 137 Kilómetros de la ciudad de Panama) En todos los sitios se colectaron muestras de las especies de *Quercus* las agallas de Cynipidae y en los mismos se tomaron informacion como la altitud y las coordenadas geograficas (Cuadro 1)

Las localidades ubicadas en la Provincia de Chiriqui se encuentran en los distritos de Boquete Bugaba, Gualaca y Renacimiento la mayoria de las muestras se colectaron dentro de los Parque Nacionales que se ubican en estos distritos como El Parque Nacional Volcán Barú y el Parque Internacional la Amistad La vegetacion en estos sitios es diversa cubierta por bosque tropical muy humedo bosques nubosos bosques de robles bosques montanos y páramos Las colectas en estos sitios se desarrollaron en altitudes comprendidas entre 1000 a 3100 m s n m

El Cerro Gaital se encuentra hacia el norte de la provincia de Coclé a una altura de 1185 m s n m en la comunidad de El Valle de Anton representa la mayor elevación forma parte de un Monumento Natural creado el 9 de julio de 2001 por decreto Ejecutivo No 96 y

cuenta con 335 ha de area protegida, con características de bosque humedo premontano el cual acoge una diversidad de flora y fauna

La Reserva Forestal El Montuoso (RFM) con una extension de 12 043 ha, esta ubicada en el extremo Norte del macizo occidental de Azuero en la provincia de Herrera, distrito de Las Minas entre los corregimientos de Chepo El Toro y Leones fue creada mediante la Ley N 12 del 15 de marzo de 1977 con el objetivo de conservar y mantener tanto la calidad del agua, como los caudales de los rios circundantes (La Villa, Mariato Tebario y Suay) Ademàs del cuidado de estas fuentes de agua, pretende la proteccion de los bosques pluviales y el rescate de algunos humedales de la cuenca alta del rio La Villa La reserva es considerada como el ultimo refugio de la diversidad en la provincia de Herrera lo mismo que patrimonio natural de los panameños esta compuesta principalmente por ecosistemas de montaña presenta una estructura de parches de bosques interconectados por diferentes sistemas de vegetación riberena o bien bosques de galeria y se estima que la vegetacion nativa cubre unas 400 ha En 1977 más del 80% de su superficie estaba cubierta por bosques (CODESA 2003)

El cerro Chucanti localizado a 137 Kilometros de la ciudad de Panamá, está conformado principalmente por bosque tropical de vegetacion primaria hacia la vertiente del Pacífico con bosques de manglar y hacia las zonas más altas posee características de bosque nuboso Alcanza una elevacion de 1443 m s n m

II Trabajo de campo y laboratorio

Mensualmente entre diciembre de 2007 y agosto de 2010 se realizaron colectas de agallas inducidas por especies de Cynipidae sobre arboles de *Quercus* Para coleccionar las agallas se realizaron muestreos intensivos de duracion entre cuatro y seis horas por sitio el tiempo de

colecta dependía principalmente del tamaño de las poblaciones de los robles que se encontraba en cada sitio. Con la ayuda de tijeras y una vara podadora de cuatro metros y medio de extensión se cortaron ramas de las partes aéreas de las plantas y se realizó una exhaustiva búsqueda de las agallas de cínpidos las cuales correspondían a diferentes fases de desarrollo aunque preferiblemente se escogían aquellas maduras poco antes que se produjeran las primeras emergencias de insectos. Los datos relevantes asociados a las muestras colectadas (fecha, localidad, altitud e información ecológica) fueron anotados en un cuaderno de campo y en etiquetas. Las agallas eran fotografiadas *in situ* con una cámara digital (Canon G9) y guardadas en bolsas de papel o plástico dependiendo de la época del año (lluviosa o seca). Las colectas diarias eran individualizadas en frascos para evitar mezclar más de una agalla rotuladas y almacenadas hasta su posterior traslado a los laboratorios del Programa de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá. En todos los casos donde se encontró agallas de cada planta hospedera se tomó una muestra para la identificación de la especie de *Quercus* para la cual se utilizaron las claves de Burger (1977) y D Arcy (1987). Como ayuda en la identificación se realizaron comparaciones con material depositado en los herbarios de la Universidad de Panamá y del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI).

En el laboratorio las cecidias se colocaron en cajas de emergencia (Fig. 2) y las mismas se revisaban cada dos días por un periodo de seis meses hasta que ocurriera la emergencia de los adultos: inductor, inquilino o parasitoides. Una vez transcurrido este plazo de tiempo el material era recogido y almacenado definitivamente en las colecciones del Programa de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá (PCMEUP).

Una proporción de los adultos obtenidos de las agallas (inductor, inquilino y parasitoide) fue preservada en alcohol al 96% para disección y futuros estudios moleculares, mientras que

la mayor parte de la muestra fue montada en seco mediante la técnica usual de montaje de microhymenoptera pegados los insectos de costado en pequeñas etiquetas rectangulares sobre alfileres entomológicos para su estudio taxonómico y obtención de una colección de referencia Colecciones de referencia del material estudiado de adultos montados en seco adultos y estados inmaduros congelados en alcohol y de agallas conservadas en seco se encuentran depositadas en el PCMEUP

III Identificación del material entomológico emergido de las agallas

Identificación de los cinípidos inductores e inquilino de las agallas

Se colectaron 65 especies de agallas inducidas por especies de la familia Cynipidae se obtuvo el adulto inductor de 45 de ellas las cuales se clasificaron en 10 géneros de la tribu Cynipini (ver Medianero y Nieves Aldrey 2011) Diez de estas especies de agallas fueron seleccionadas para este estudio La selección de estas 10 agallas se basó en los siguientes criterios (i) El inductor de las agallas ha sido recientemente descrito o reportado para Panamá (ver Medianero y Nieves Aldrey 2010 a b 2011 Medianero *et al* 2011a, b) (ii) Todos los inquilinos Cynipidae de estas agallas han sido descritos recientemente (ver Nieves Aldrey y Medianero 2011) (iii) Los cinco géneros a los que pertenecen los inductores de estas 10 agallas tienen su distribución restringida al continente Americano (iv) Las 10 agallas pueden ser clasificadas de acuerdo a su posición en la planta y su morfología como expuestas tuberosas y crípticas Estos criterios de selección nos permiten conocer a nivel específico los dos niveles tróficos sobre los que estamos trabajando es decir especies de planta hospedante inductor inquilinos lo que a su vez nos permite comprobar las hipótesis planteadas en esta investigación

Identificación de los parasitoides de las agallas estudiadas

La mayoría de las identificaciones se realizaron a nivel de género con el uso de las claves de Chalcidoidea del Neártico (Gibson *et al* 1997) Hymenoptera de Costa Rica (Hanson y Gauld 1995) e Hymenoptera de la Región Neotropical (Hanson y Gauld 2006) Los especímenes de cada género fueron separados a morfo-especies basado principalmente en sus características morfológicas Todas las identificaciones fueron confirmadas por especialistas del Museo de Invertebrados de la Universidad de Panamá (Chalcidoidea) de la Universidad de Costa Rica (Ormyridae) y del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (Ichneumonoidea)

Los especímenes del género *Ormyrus* fueron identificados con la clave para especies de *Ormyrus* del Neártico de Hanson (1992) El estudio de los caracteres morfológicos de los adultos de ésta familia se realizó mediante técnicas de microscopía electrónica de barrido (SEM) Los especímenes fueron disectados de acuerdo al protocolo establecido por Ronquist y Nordlander (1989) vease también Fontal Cazalla *et al* 2002 y Liljeblad *et al* 2008 aproximadamente 20 fotos por ejemplar correspondientes a las vistas estandarizadas de las partes morfológicas disectadas fueron realizadas Para las imágenes de SEM se utilizó un microscopio electrónico modelo EVO 40 VP Zeiss del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) Para las fotografías con el microscopio electrónico se utilizó dependiendo del número de ejemplares disponible para disección la técnica de alto vacío con material disectado (revestido con oro paladium 60% 40%) o la técnica de bajo vacío con ejemplares enteros (sin disectar ni metalizar)

Los habitus de las demás especies de parasitoides emergidos fueron fotografiados con una cámara digital Canon G9 adaptada a un estereo microscopio Leica G6 para mostrar las diferencias a nivel de familia y genero

IV Análisis de los datos

Los datos generados en esta investigación han sido analizados a traves de modelos ecologicos para estimar los indices de diversidad que describan la estructura de las comunidades sus similitudes la riqueza y la abundancia de las especies que las conforman La unidad muestral de cada especie de agalla esta representada por los talamos o cámaras donde se desarrollan Cynipidae inductores e inquilinos La N esta representada por el total de parasitoides emergidos durante todo el periodo de muestreo y la n es la cantidad de individuos de parasitoides por agalla La estructura de los complejos de parasitoides corresponde a todas las especies de parasitoides emergida de cada agalla

Para medir la diversidad α de los complejos de parasitoides de cada agalla se calcularon la riqueza de especies con el indice de Margalef y para determinar la dominancia el indice de Simpson

Para comparar la diversidad β entre los complejos de parasitoides de todas las agallas se utilizo el indice de similaridad de rangos multiples (rango 0 1) de acuerdo a Diserud & Ødegaard (2007)

$$C_S^T = \frac{T}{T-1} \left(1 - \frac{S_T}{\sum_i a_i} \right)$$

La medida de similaridad de rangos múltiples provee un índice de mayor relevancia para la distribución espacial de las especies. En lugar de calcular la media de un conjunto de pares dependientes similares, se usa la información sobre la identidad de las especies compartidas a través de más de dos sitios entre el promedio sobre similitudes pares de sitios para un número determinado de sitios T . C_S^T disminuye con el aumento del número de especies raras (ej. especies observadas únicamente en un sitio). Por el contrario C_S^T aumenta con el creciente número de especies observadas en varios sitios (Díserud & Ødegaard 2007).

El índice de Jaccard fue utilizado para la construcción de los diagramas conglomerados de asociación basados en las especies que forman parte de los complejos de parasitoides de las agallas. Se realizó un Análisis Factorial de Correspondencia (AFC) para determinar si había dependencia entre las especies de parasitoides y las especies inductoras de agallas. Para este análisis se utilizó XL STAT 2011.

Se calcularon los estimadores Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap para medir la riqueza de especies en el área de estudio con apoyo del programa Past.exe.

Además se calcularon otros estimadores estadísticos como la conectancia de los complejos de las agallas ($2L/S \cdot S - 1$) donde S representan el número total de especies y L el número de vínculos de cada especie en las agallas, la densidad de conexión (d) y la especificidad $f_k = \sum (1/i)p_k(i)$ de modo que cuando $f_k=0$ significa que las agallas no comparten especies de parasitoides y cuando $f_k=1$ la mayoría de las especies son compartidas entre los complejos de agalla.

V Diseño y característica de la red trófica utilizada

El tipo de redes tróficas elaboradas para este trabajo fueron del tipo semi cuantitativa, es decir que muestran el número relativo de especies diferentes de parasitoides que se encuentran asociados a cada especie de hospedador y resumen las interacciones o vínculos tróficos entre estos. Las redes tróficas fueron confeccionadas en forma manual donde cada morfoespecie de parasitoide está representada por un rectángulo cuyos patrones de coloración le agrupan según la familia a la que pertenecen mientras que las especies inductoras están representadas por rectángulos con patrones de coloración que le agrupan según el género al que pertenecen. En la red trófica global las líneas que vinculan a las morfoespecies de parasitoides con las especies de Cynipidae inductores presentan tres grosores para clasificar a las morfoespecies de parasitoides de acuerdo al número de agallas a las cuales están vinculadas: la línea continua negra fuerte para identificar las morfoespecies vinculadas a \geq cuatro especies de agallas, la línea continua negra débil para identificar a las morfoespecies vinculadas a dos o tres especies de agallas y la línea intermitente negra para mostrar aquellas morfoespecies que solo emergieron de una especie de agalla.

En el caso de las redes de parasitoides incluyendo a las especies de *Ormyrus* relacionadas a cada especie de los géneros de Cynipidae inductores se mantuvo la condición de línea intermitente para aquellas especies que emergieron únicamente de una de las especies de cada género de agallas con la variación leve en el grosor cuando se deseaba mostrar un registro alto de individuos emergidos aunque se diera la emergencia en una sola especie de agalla mientras que la línea continua negra se mantuvo para mostrar aquellas morfoespecies vinculadas a más de una especie de los géneros inductores identificados sin embargo para aquellas que

presentaron una mayor cantidad de individuos emergidos se les identificó con la variación de grosor en la línea continua negra.

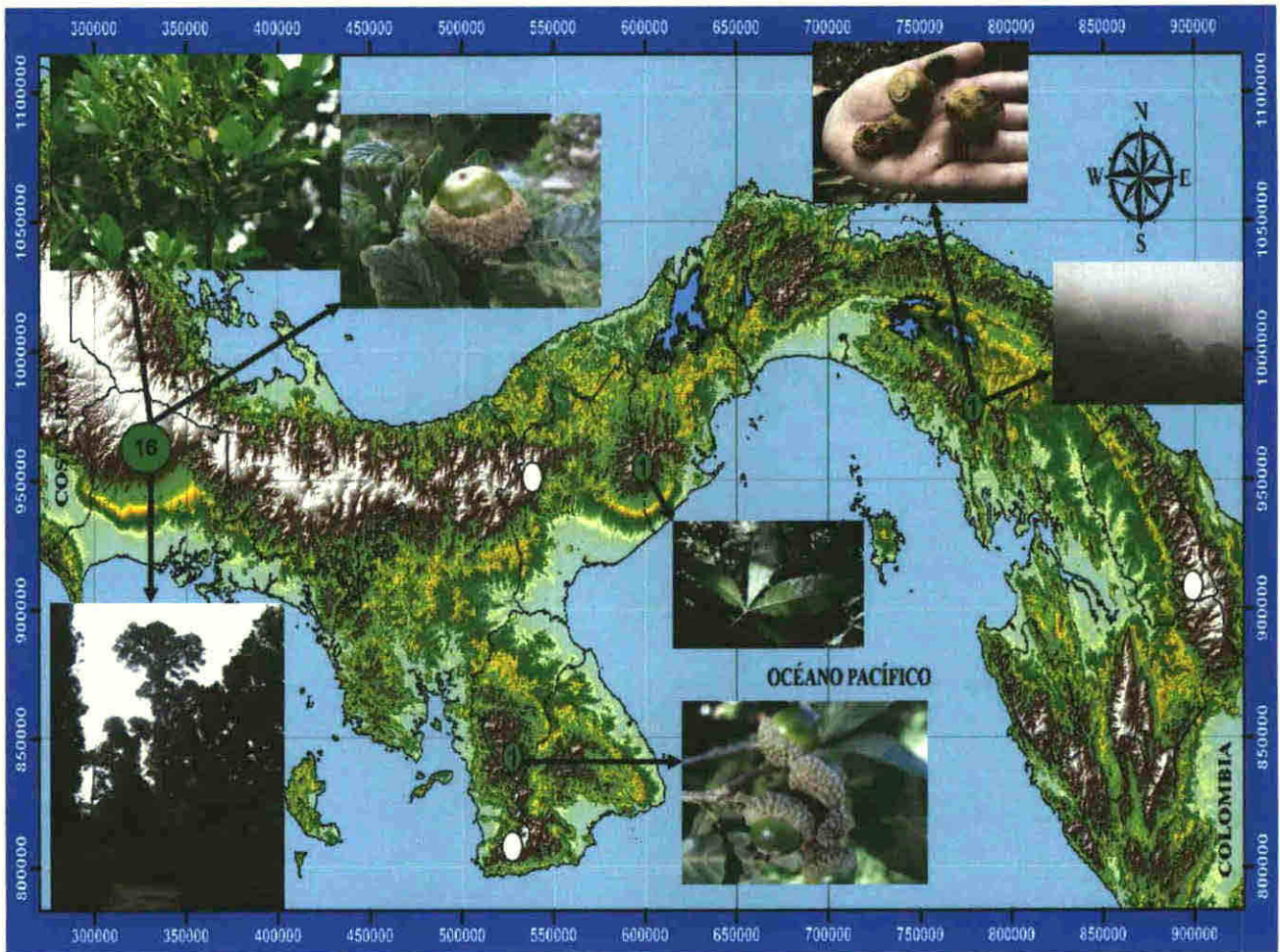


Figura 1. Distribución geográfica de las especies de *Quercus*. Los círculos en verde indican los sitios muestreados y el número dentro del círculo indica las localidades de muestreo. Las principales poblaciones de *Quercus* en Panamá se encuentran al occidente del país cerca de la frontera con Costa Rica a unos a 450 Km de la ciudad de Panamá (Tomado de Medianero 2011).

Cuadro I Posición geográfica de las localidades y sitios de colecta en la Republica de Panamá

Provincia	Distrito	Localidad	Sitio	Coordenadas	Altitud (msnm)	No De Agallas
Chiriquí	Boquete	Carretera de Volcancito	Entrada a Santa Lucia hasta Finca Veggie	8 45 36 5	82 26 30 2	1188
		El Salto	El Salto	8 46 35 4	82 27 42 6	1450
		Alto Quiel	Indiada	8°47 32 8	82 27 37 9	1431
		Bajo Mono	Bajo Mono	8 49 01 7	82 28 32 3	1600
		Alto Chiquero	Alto Chiquero (Sendero de los Quetzales)	8°49 44 6	82 28 37 1	1547
		Jaramillo	Jaramillo Arriba	8 50 49 1	82 29 18 4	1869
		Palmira	Finca Castillo	8 47 09 8	82 25 14 0	1253
			Cayas Verdes	8 43 49 6	82 28 05 7	1093
		Cerro Horqueta	Cerro Horqueta	8 45 26 0	82 29 04 0	1483
		Volcan Baru	Caseta de ANAM hasta Nevera	8 49 25 5	82 27 43 1	1655
				8 47 50 8	82 29 35 9	1808
	Renacimiento	Rio Sereno	Cotito a Finca Hill	8 46 36 8	82 31 39 9	3100
			Jurutungu	8 49 58 7	82 44 44 5	1270
			Piedra de Candelas	8°52 47 2	82 45 18 2	1470
	Bugaba	Volcan	La Iglesia y San Benito	8 52 47 2	82 45 18 2	1274
		Cerro Punta	Parque Internacional la Amistad	8 47 10 8	82 49 03 8	1379
			El Respingo (Sendero de los Quetzales)	8 53 21 18	82 35 21 82	2371
			Hornitos	8°51 04 63	82 32 02 55	2319
Cocle	Anton	EL Valle	Cerro Gaital	8 39 51 0	82 13 19 6	1117
Herrera	Las Minas	El Montuoso	El Montuoso	8 37 2 4	80°07 13 2	821
Darien	Chepigana		Cerro Chucanti	8°47 21 2	78 27 06 7	1437

Tomado de Mediano 2011

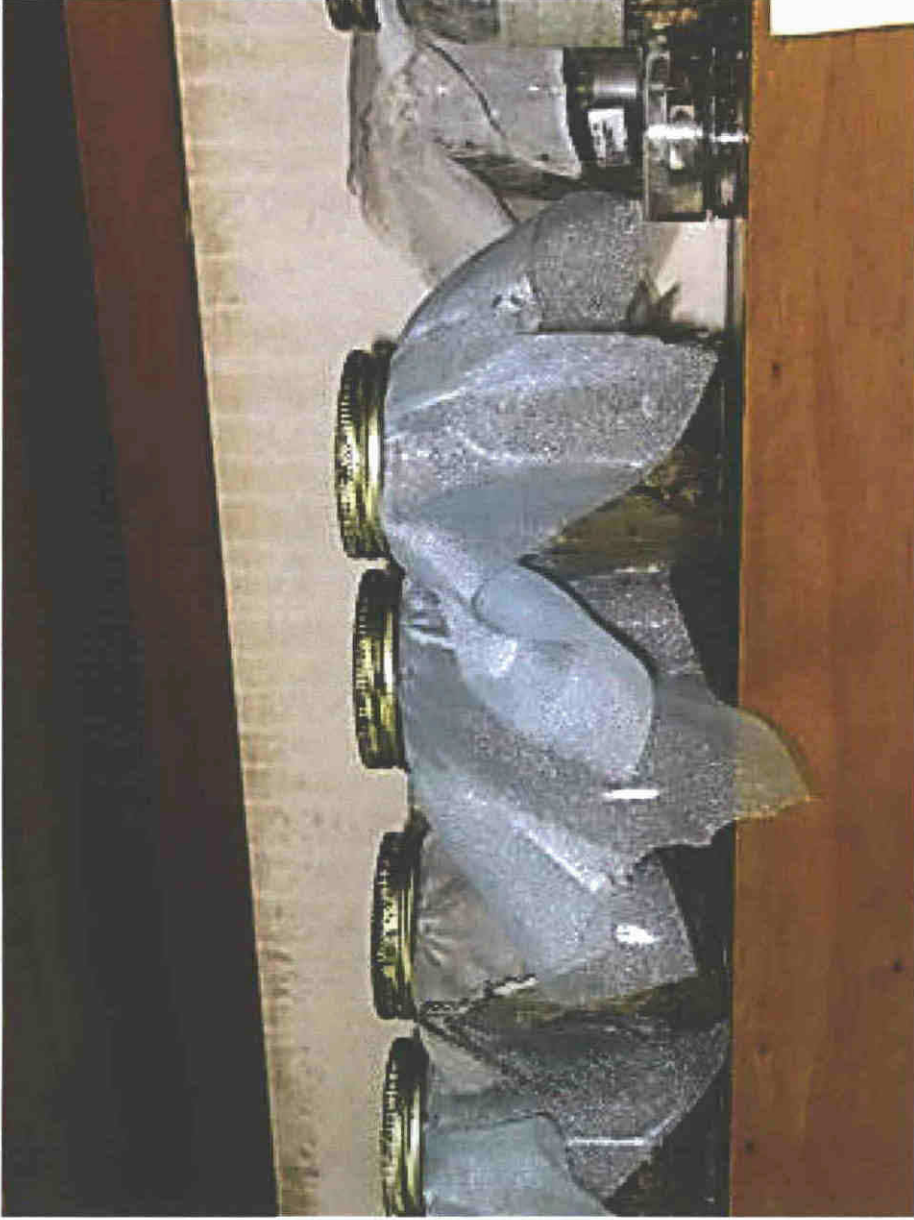


Figura 2-. Cámaras utilizadas para la emergencia de parasitoides adultos

RESULTADOS

I Taxa de parasitoides asociados a cecidias de Cynipidae en plantas de *Quercus*

Los parasitoides identificados emergieron de 21 de 65 especies de agallas inducidas por especies de la familia Cynipidae en especies de *Quercus* colectados en Panama. Todos los parasitoides provienen de localidades de la provincia de Chiriquí ya que no se encontraron gallas inducidas por Cynipidae en las poblaciones de *Quercus* de las provincias de Coclé, Herrera y Darién. Los parasitoides fueron ubicados en dos superfamilias Chalcidoidea, con seis familias (Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Ormyridae y Torymidae) y seis géneros (*Aprostocetus* Westwood, *Eupelmus* Dalman, *Eurytoma* Illiger, *Sycophila* Walker, *Ormyrus* Westwood y *Torymus* Dalman) e Ichneumonoidea con dos familias (Ichneumonidae y Braconidae) y tres géneros (*Bracon* Fabricius, *Psenobolus* Reinhard y *Allostopyga* Gravenhorst).

En total fueron identificadas 24 morfoespecies incluidas en 9 géneros. 20 de las morfoespecies fueron determinadas a nivel de género, tres a nivel de especie y una morfoespecie de la familia Pteromalidae no fue posible su identificación más allá del nivel de familia. Las tres especies identificadas corresponden al género *Ormyrus* de la familia Ormyridae (Chalcidoidea).

A continuacion se listan las familias géneros y especies de los parasitoides identificados de Chalcidoidea e Ichneumonoidea recuperados de las agallas inducidas por especies de la Familia Cynipidae de Panamá

EURYTOMIDAE

EURYTOMA Illiger 1807

Eurytoma sp 1

Eurytoma sp 2

PTEROMALIDAE

ORMOCERINAE

No Identificado

LYCOPHILA Walker 1871

lycophila sp 1

lycophila sp 2

lycophila sp 3

lycophila sp 4

lycophila sp 5

lycophila sp 6

lycophila sp 8

EUELMIDAE

EUELMUS Dalman 1820

Subg *EUELMUS* Dalman 1820

Eupelmus sp 1

EULOPHIDAE

APROSTOCETUS Westwood 1833

Aprostocetus sp 1

Aprostocetus sp 2

TORYMIDAE

TORYMUS Dalman 1820

Torymus sp 1

Torymus sp 2

Torymus sp 3

Torymus sp 5

Torymus sp 7

ICHNEUMONIDAE

Pimplinae

Clistopyga Gravenhorst 1829

Clistopyga sp 1

BRACONIDAE

Braconinae

Bracron Fabricius 1804

Bracon sp 1

Doryctinae

Psenobolus Reinhard 1885

Psenobolus sp 1

DRMYRIDAE

DRMYRUS Westwood 1832

D hegei Girault 1917

D venustus Hanson 1992

D unifasciatipennis Girault 1917

SUPERFAMILIA CHALCIDOIDEA

FAMILIA EURYTOMIDAE

De esta familia se identificaron nueve morfoespecies dos del genero *Eurytoma* y siete del género *Sycophila*. Fue la familia con mayor representación taxonómica y diversidad de morfoespecies.

EURYTOMA Illiger 1807

La mayor parte de las especies del género *Eurytoma* parecen ser idiobiontes ectoparasíticos de insectos formadores de agallas (Uhler 1951, Askew 1961 c) o de otro tipo de hospedero actuando a veces como hiperparasitoides facultativos.

Eurytoma sp 1

(Fig 3A)

Longitud 4 mm, color negro, clavola antenal bien definida, ocelos rojos y metasoma con edicelo visible lateralmente. Morfoespecie emergida de cinco agallas inducidas por los géneros *Amphibolips*, *Disholcaspis* y *Loxaulus*.

Eurytoma sp 2

(Fig 3B)

Longitud 12.8 mm, segmentos antenales sin clavola, ocelos de color plateados, metasoma con edicelo no visible. Emergió únicamente de la agalla inducida por *Amphibolips castroviejo*.

SYCOPHILA Walker 1871

Con siete morfoespecies identificadas fue el genero más diverso en la colecta. Las especies de este genero parecen ser koinobiontes endoparasiticos por lo general es más recuente encontrarlas en agallas de himenópteros como cinipidos formadores de agallas (Askew 1961 c) que en agallas formadas por Cecidomyidae.

Sycophila sp 1

(Fig 3C)

Longitud 2.4 mm pronoto parcialmente negro y propleura amarilla con secciones negras. Meso y metasoma negros. Emergió de agallas inducidas por los géneros *Amphibolips*, *Disholcaspis*, *Odontocynips* y *Loxaulus*.

Sycophila sp 2

(Fig 3D)

Longitud 3.2 mm propleura amarilla, T III al VI color marron y el T VII solo con una banda marron en vista dorsal. Emergió unicamente de la agalla inducida por *Amphibolips castroviejo*.

Sycophila sp 3

(Fig 3E)

Longitud 4.0 mm patrón de coloración variable. Banda color negro atraviesa dorsalmente los tergitos IV al VII. Tórax amarillo con una débil banda color negro en la parte dorsal del meso y metatórax. Emergió unicamente de la agalla inducida por *Amphibolips castroviejo*.

Sycophila sp 4

(Fig 3F)

Longitud 4.8 mm triángulo ocelar y tergito occipital color negro el resto de la cabeza amarilla, los T metasomales III al VII atravesados con una línea de color negro Emergió de gallas inducidas por los generos *Amphibolips* *Disholcaspis* y *Bassettia* Fue la única especie de parasitoide que emergió de la agalla inducida por *Bassettia caulicola*

Sycophila sp 5

(Fig 3G)

Longitud 5.6 mm ovipositor corto no sobresale del T VIII propodeo un medio de la longitud el metasoma y de color negro Emergió únicamente de la agalla inducida por *Amphibolips astroviejo*

Sycophila sp 6

(Fig 3H)

Longitud 3.2 mm ovipositor sobresale del T VIII pronoto amarillo y el resto del mesotorax mayormente negro Metasoma mayormente amarillo Emergió únicamente de la agalla inducida por *Amphibolips aliciae*

Sycophila sp 8

(Fig 3I)

Longitud 4.5 mm mesopleura con esculturación punteada y estrias propodeo negro y ovipositor sobresale más allá del T VIII Emergió de las agallas inducidas por especies de los generos *Amphibolips* *Disholcaspis* y *Loxaulus*

FAMILIA TORYMIDAE

se identificaron cinco morfoespecies todas pertenecientes al género *Torymus*. La gran mayoría de *Torymus* son solitarios idiobiontes ectoparásitos y en algunas ocasiones hiperparasitoides facultativos. Están asociados con varios tipos de agallas de plantas (Grissell 1995) especialmente aquellas inducidas por Cecidomyiidae, Cynipidae y Lepidoptera (Hanson y Gauld 1995).

TORYMUS Dalman 1820

Torymus sp 1

(Fig 3J)

Longitud 10.4 mm. cuerpo de color púrpura metálico y patas color anaranjadas. ovipositor ensamente pubescente. Emergió únicamente de la agalla inducida por *Amphibolips astroviejo*.

Torymus sp 2

(Fig 3K)

Longitud 8 mm. cuerpo de color verde metálico. ocelos de color rojo. ápice del fémur y tibiae de color amarillo. Emergió de agallas inducidas por especies de los géneros *Amphibolips* y *Disholcaspis*.

Torymus sp 3

(Fig 3L)

Longitud 6.4 mm. cuerpo verde metálico. ocelos amarillos. setas largas y blancas sobre la metacoxa. Emergió de agallas inducidas por especies de los géneros *Amphibolips* y *Disholcaspis*.

Torymus sp 5

(Fig 3M)

longitud 8 mm cabeza y mesosoma verde metalico metasoma marrón T V y VI con apice
endido Emergió unicamente de la agalla inducida por *Amphibolips salicifolia*

Torymus sp 7

(Fig 3N)

longitud 14.4 mm cabeza y mesosoma verde metalico metasoma anaranjado T V y VI con
pice bilobulado Emergio unicamente de la agalla inducida por *Odontocynips championi*

FAMILIA ORMYRIDAE

amilia representada por tres especies del genero *Ormyrus* siendo *O. venustus* la especie con
mayor numero de individuos y un amplio rango de hospedadores seguida de *O.*
nifasciatipennis y *O. hegei*

ORMYRUS Westwood 1832

Clave para la identificacion de especies de *Ormyrus* de Panama

Modificada de Hanson 1992

- 1 Flagelo antenal con un anillo color predominante bronce violeta en las hembras los
T4 al T6 con ápice indistinto con puntuaciones posteriormente *O. hegei*
- Flagelo antenal con dos o más anillos color predominante azul o verde T4 al T6 con
apice distintivo imbricado posteriormente 2
- 2 Ala anterior con manchas oscuras debajo de la vena estigmal celda costal con una
hilera incompleta de setas en el lado interno ápice del escutello no se extiende mas
alla del metanoto area frente al ocello medio transversalmente
estrigulada *O. unifasciatipennis*

- Ala anterior sin manchas oscuras celda costal usualmente con una hilera completa de setas en el lado interno apice del escutelo se extiende mas allá del metanoto área frente al ocelo medio irregularmente estrigulada Área frente al ocelo anterior transversalmente estrigulada celda basal con setas confinadas en el ápice escutelo transversalmente estrigado ampliamente distribuida *O venustus*

O hegehi (Girault, 1917)

(Figs 3O y 4)

Esta especie y *O crassus* son las únicas especies identificadas del Neártico que poseen solo un anillo antenal. En *O hegehi* las alas anteriores tienen setas en la celda basal mientras que en la especie *O crassus* la celda basal es glabra.

Longitud 3.0 - 5.5 mm coloración oscura, bronce violeta con verde metálico. Escapo antenal negro y femur verde tibia marrón oscuro a verde.

Cabeza (Fig 4A) Flagelo antenal subfiliforme con un anillo (Fig 4B) segmentos funiculares ligeramente alargados a cuadrados.

Mesosoma (Fig 4C-F) escutelo transversalmente estriado con líneas e intersticios reducidos / brillantes el apice se extiende mas allá del metanoto Propodeo perpendicular al escutellum. Aristas submedias divergen posteriormente área media con esculturaciones gruesas Ala delantera con celda basal setosa, Coxa posterior reticulada.

Metasoma (Fig 4G) moderadamente comprimido T IV al VI con foveas profundas bordes embricados.

Biología desarrollados mayormente en agallas de Cynipidae en *Quercus*. Los registros mejor documentados en el Neártico fueron en agallas de *Andricus ruginosus* Bassett y *A wheeleri*.

leutenmuller ambas agallas son grandes y se forman en ramas de árboles En Panama la especie fue recuperada de agallas inducidas por *Disholcaspis bisethiae* en *Quercus lancifolia* Distribución Estados del este de Estados Unidos (Connecticut y Florida a Michigan y Missouri) estados del suroeste California y México (Sur de Oaxaca) (Hanson 1992) La mayoría de los registros son de los estados del suroeste y de Mexico Este reporte representa el primero de esta especie para el Neotropico

O unifasciatipennis Girault 1917

(Fig 3P 5y 6)

Al igual que *O unimaculatipennis* Girault 1916 esta especie tiene la coxa posterior reticulada, las alas anteriores con manchas infuscadas y una hilera de setas en la celda costal sin embargo *O unifasciatipennis* posee el femur posterior de color verde azul en lugar de amarillo anaranjado y el T7 doblado hacia arriba

Longitud 1.3 a 2.8 mm Color azul verdoso incluyendo la tegula y femures escapo amarillo o verde tibia chocolate algunas veces con algo de verde Alas anteriores (Fig 3V) con una mancha infuscada debajo de la vena estigmal

Cabeza (Fig 5A C) Area frente al ocelo medio regularmente y transversalmente estrigulado flagelo antenal clavato (Fig 5D) con dos anillos segmentos funiculares ligeramente alargados y cuadrados apicalmente (Fig 5F)

Mesosoma (Fig 5E y 6A) scutellum transverso y diagonalmente estrigulado el apice no se extiende mas alla del metanotum Ala anterior con una hilera incompleta de setas en la celda costal celda basal y especulo sin setas especulo abierto abajo Coxa posterior reticulada

Metasoma (Fig 6C E) sub cilíndrico TIV y TVI con carina longitudinal media débil o ausente fovea sombreada, borde crenulado y débilmente imbricado Longitud del T VIII subigual o menor que su altura

Biología existen pocos hospedantes conocidos para esta especie incluyen agallas de botones y hojas También hay registros en una agalla de bellotas no identificada en *Q prinoides* una agalla no identificada de botón en *Q lobata* y en una agalla de rama no identificada en *Q alba*

Distribución A través de Norte America (Quebec y Florida a Oregon y California) México y Costa Rica (Hanson 1992)

En Panamá (Chiriquí) esta especie fue colectada en el corregimiento de Renacimiento a 1270 m s n m Emergio de agallas inducidas por *Disholcaspis bisethiae* *Neuroterus* sp3 y de un inducido no identificado La colecta de esta especie representa el primer reporte para Panamá

O. venustus Hanson 1992

(Figs 3Q 7 8)

El ala anterior posee dos o tres setas en el ápice de la celda basal y una hilera completa de setas en la superficie inferior de la celda costal

Cabeza (Fig 7A C) frente regularmente y transversalmente estrigulado continuando lateralmente hacia el interior de la órbita Flagelo antenal subfiliforme con dos anillos segmentos funiculares ligeramente alargados y cuadrados (Fig 7E)

Mesosoma (Fig 7F G) scutellum transversalmente estrigado (Fig 8A) con extensos intersticios brillantes el ápice se extiende ligeramente más allá del metanotum Ala anterior

Fig 3W) con celda basal setosa apicalmente especulo sin setas y cerrado abajo por setas de la vena cubital Coxa posterior reticulada

Metasoma (Fig 8B D) comprimido a sub cilíndrico en especies mas pequeñas T IV y T VI con fôveas ligeramente profundas bordes crenulados e imbricados y unicamente elevados generalmente apice reducido e imbricado posteriormente longitud de T VII ligeramente más ancho que alto

Biología En el Neartico colectada en una variedad de agallas de Cynipidae en *Quercus* especialmente en agallas de botones flores y hojas (también en bellotas y ramas) Existen muchos mas registros de Kinsey 1937 de Mexico pero las identidades de los Cynipidae y los *Quercus* es cuestionable

Distribucion A traves de Norte America desde Ontario a Washington hacia el sur en Costa Rica (Hanson 1992) En Panamá es la especie mas comun y fue colectada en diferentes sitios boquete Renacimiento Volcán Baru entre los 1200 a 2070 m s n m y sobre un numero plural de agallas de diferentes especies inductoras Representa el primer reporte para Panamá

FAMILIA PTEROMALIDAE

De esta familia solo emergieron tres ejemplares Los ejemplares corresponden por similitudes muy cercanas a una misma morfoespecie sin embargo fue imposible identificar hasta genero debido a la escasa literatura existente a nivel Neotropical e incluso del Nuevo Mundo

La morfoespecie desconocida (Fig 3R) se caracteriza por tener una longitud de 5.6 mm

Antenas muy largas tan largas como la cabeza y mesosoma juntos Longitud del pedicelo

Antenal igual a la longitud de los tres primeros segmentos antenales Posee un anillo

terostigma bien definido en forma de perilla Esta morfoespecie emergió de dos especies de gallas *Amphibolips aliciae* y *Loxaulus championi*

FAMILIA EUPELMIDAE

EUPELMUS Dalman 1820

Este es un genero cosmopolita, al menos se estiman 200 especies en todo el mundo en el Neotrópico hay alrededor de 23 especies sus hospederos suelen ser larvas y pupas ocultas en tejido de plantas (Hanson y Gauld 2006)

Eupelmus sp 1

Longitud 3.2 mm Cabeza y mesosoma verde metalico metasoma marrón Celda basal setosa, longitud de la vena estigmal el doble de la vena post estigmal Cuerpo tiende a colapsar cuando se hace un montaje seco Antena con clava pero anillos ausentes Emergio de agallas inducidas por especies de los generos *Amphibolips* y *Disholcaspis*

FAMILIA EULOPHIDAE

APROSTOCETUS Westwood 1833

El género es cosmopolita actuando como parasitoides de Cecidomyiidae u otros insectos gallícolas otros atacan huevos larvas o pupas de varios insectos y muchos se conocen que son hiperparasitoides (Hanson y Gauld 1995)

Aprostocetus sp 1

(Fig 3S)

Longitud 4 mm Cabeza, meso y metasoma con esculturación puncturada Flagelos antenales cuadrangulares y cortos Ocelos de color rojo Femures parcialmente negros y tibias amarillas Emergió de todas las agallas inducidas por las especies de los géneros *Amphibolips* y *Disholcaspis*

Aprostocetus sp 2

(Fig 3T)

Longitud 4 mm Puncturaciones solo en meso y metasoma Flagelos cilíndricos y alargados Ocelos plateados Fémures y tibias amarillos Emergió únicamente de la agalla inducida por *Dontocynips championi*

SUPERFAMILIA ICHNEUMONOIDEA

FAMILIA ICHNEUMONIDAE (Pimplinae)

CLISTOPYGA Gravenhorst 1829

(Fig 3U)

Es un género cosmopolita (Hanson y Gauld 2006) Durante el muestreo solo se colectó un espécimen de este género que emergió de la agalla inducida por *Amphibolips castroviejo* Longitud 20 mm Quinto segmento del tarso posterior bastante largo y delgado con arolio moderadamente desarrollado no proyectándose más allá de la uña que es bastante larga Escapo truncado muy oblicuamente en el ápice formando un ángulo de 55 a 59 grados con la

horizontal hembra con placa subgenital alargada, uniformemente esclerotizada y levemente convexa base de la valva inferior del ovipositor simple

biología Se conoce poco sobre la biología de *Chistopyga* pero algunas observaciones indirectas y filogenéticas indican que probablemente las especies de este género se desarrollan principalmente alimentándose de sacos de huevos de arañas o como koinobiontes ectoparasitoides de arañas

FAMILIA BRACONIDAE

BRACON Fabricius 1804

(Fig 3X)

Este género puede tener mas de 2 000 especies en todo el mundo (Achterberg 1988a) Es un género cosmopolita cuyos hospedadores pueden ser insectos de los ordenes Lepidoptera Coleoptera y Diptera De la biología, lo poco que se conoce es que a veces las hembras paralizan a todos los hospederos disponibles y regresan despues para alimentarse de ellos y ovipositar Existe una especie fitófaga en las semillas de *Protium* (Burseraceae)

PSENOBOLUS Reinhard 1885

(Fig 3Y)

Su distribución en el Neotropico va desde México hasta Brasil Esta asociado a siconios de *Ficus* (Moracea) como inquilinos (Ramírez y Marsh 1996) Su biología es bastante variable y aunque la mayoría son idiobiontes ectoparasitoides de larvas de Coleoptera endofíticas

Especies inquilinas recuperados de las agallas

Ademas de los parasitoides las agallas de *Quercus* presentaban avispas correspondientes a la tribu Synergini (Cynipidae) estas operan como inquilinos es decir utilizan la agalla inducida por otro insecto en este caso un Cynipidae para depositar sus huevos pero sus larvas crecen en celdas independientes sin atacar al inductor y se alimentan el tejido vegetal de la agalla Las especies inquilinas encontradas fueron cuatro *Synergus legans* *S. luteus* *S. mesoamericanus* y *S. nicaraguensis*

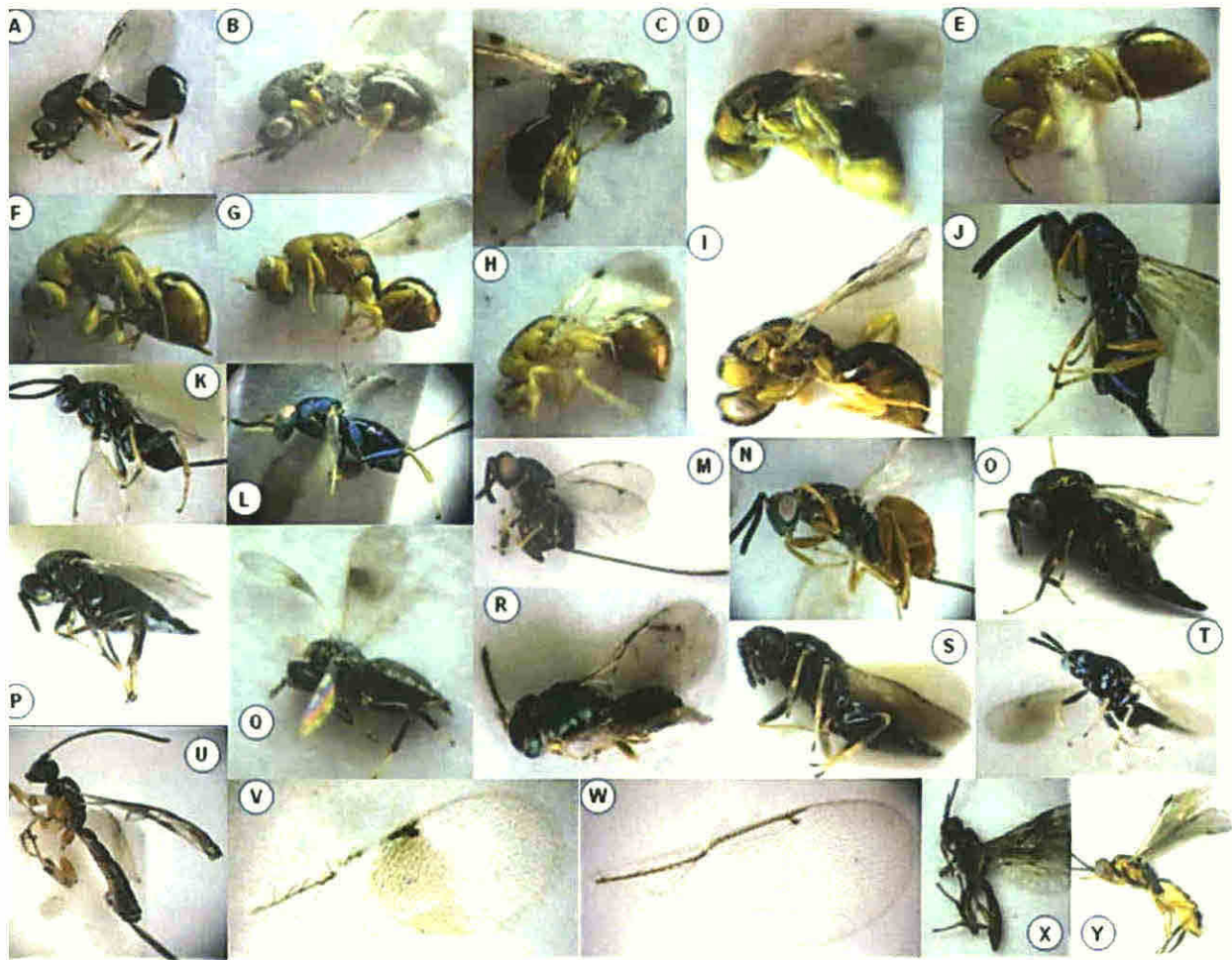


Figura 3. Habitus de los géneros de Chalcidoidea asociados a las agallas inducidas por especies de Cynipidae en plantas del género *Quercus*: (A) *Eurytoma* sp.1. (B) *Eurytoma* sp.2. (C) *Sycophila* sp.1. (D) *Sycophila* sp.2. (E) *Sycophila* sp.3. (F) *Sycophila* sp.4. (G) *Sycophila* sp.5. (H) *Sycophila* sp.6. (I) *Sycophila* sp.8. (J)- *Torymus* sp.1. (K). *Torymus* sp.2. (L). *Torymus* sp.3. (M) *Torymus* sp.5. (N) *Torymus* sp.7. (O). *Ormyrus hegei*. (P). *O. unifasciatipennis*. (Q) *O. venustus*. (R) Pteromalidae no identificada. (S) *Aprostocetus* sp.1. (T). *Aprostocetus* sp.2. (U). *Clistopyga* sp.1 (V). Ala anterior de *O. unifasciatipennis*. (W). Ala anterior de *O. venustus*. (X) *Bracon* sp.1 (Y)- *Psenobolus* sp.1.

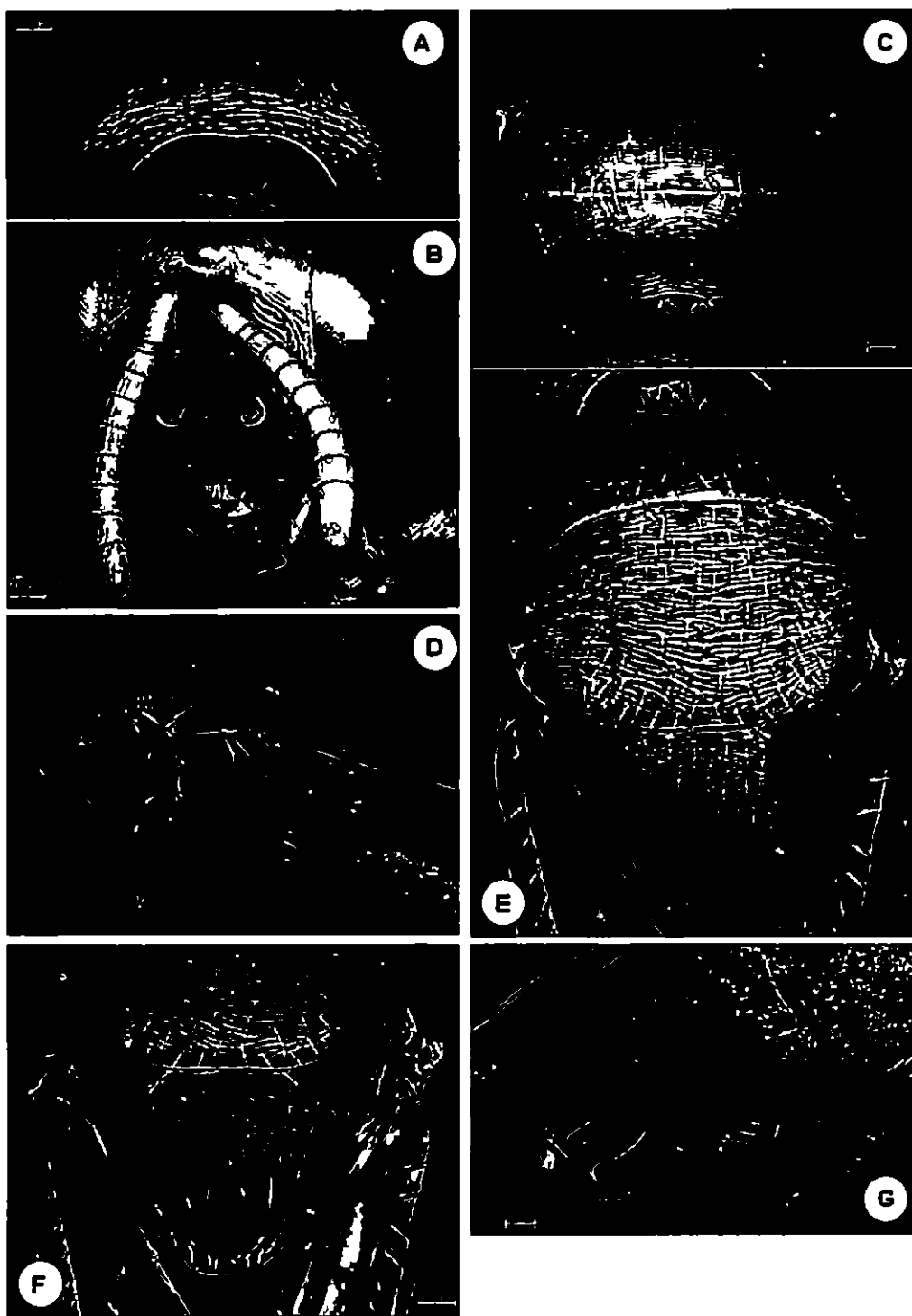


Figura 4 *Ormyrus hegeli* A) vista dorsal de la cabeza B) vista anterior de la cabeza C) vista dorsal del mesosoma D) vista lateral del mesosoma E) vista dorsal del mesosoma F) scutellum G) vista lateral del metasoma

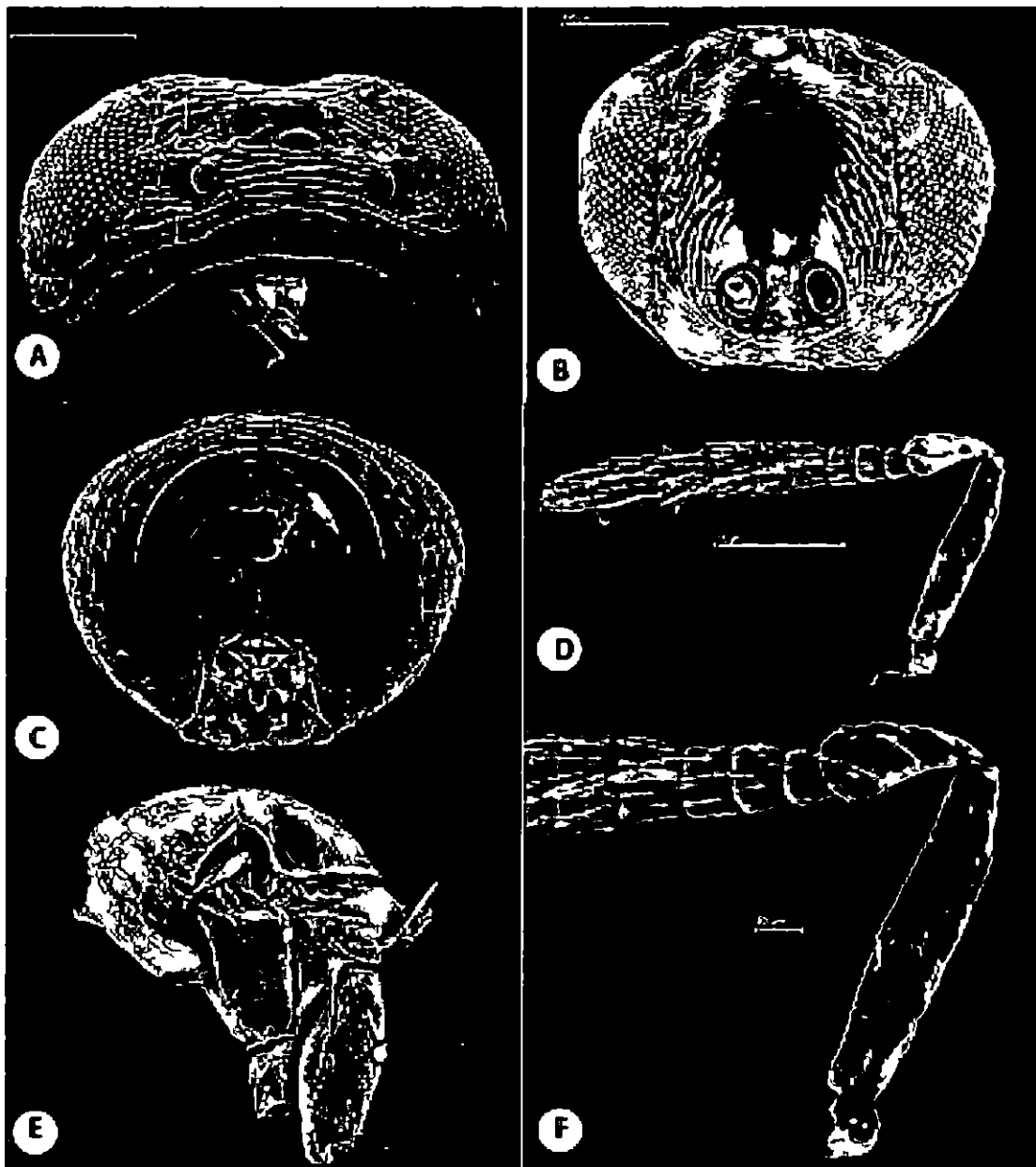


Figura 5 *O. unifasciatipennis* A) vista dorsal de la cabeza B) vista anterior de la cabeza C) vista posterior de la cabeza D) y F) Antena E) vista lateral del mesosoma

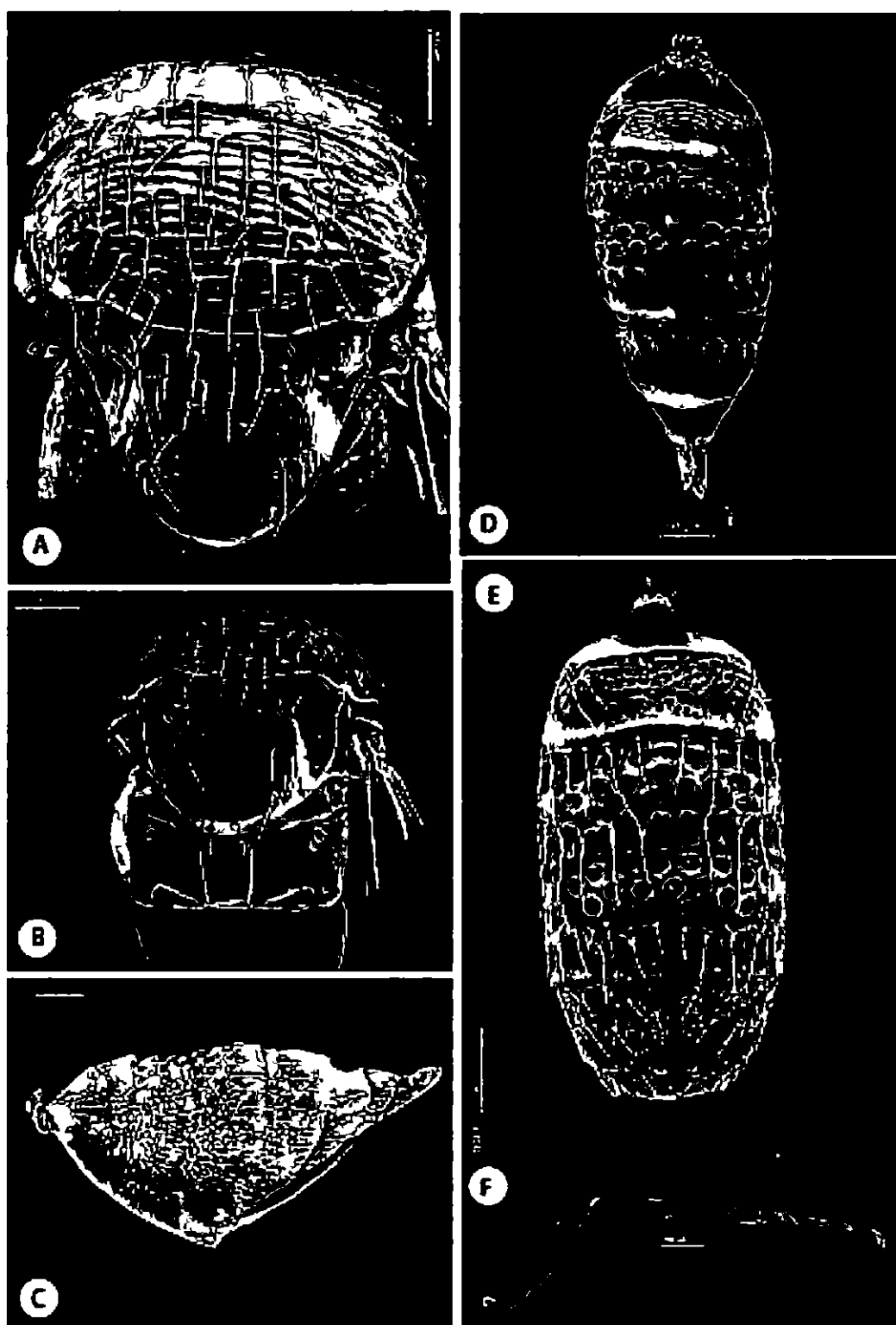


Figura 6 *O. unifasciatipennis* A) vista dorsal del mesosoma B) vista posterior del scutellum y del propodeum C) vista lateral del metasoma de la hembra D) vista dorsal del metasoma de la hembra E) vista dorsal del metasoma del macho F) pata posterior

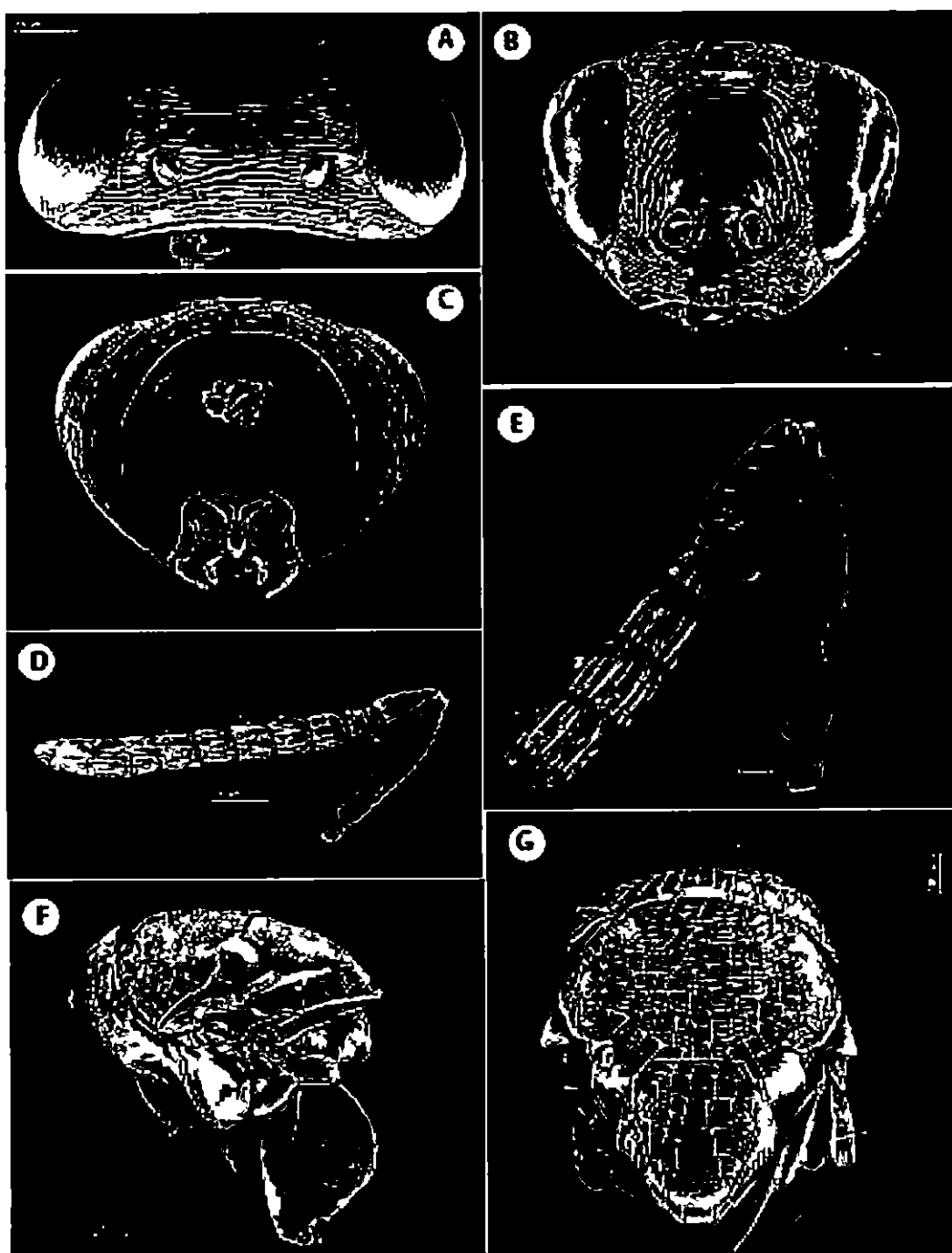


Figura 7 *O. venustus* A) vista dorsal de la cabeza B) vista anterior de la cabeza C) vista posterior de la cabeza D) y E) Antena F) Mesosoma vista lateral G) Mesosoma vista dorsal

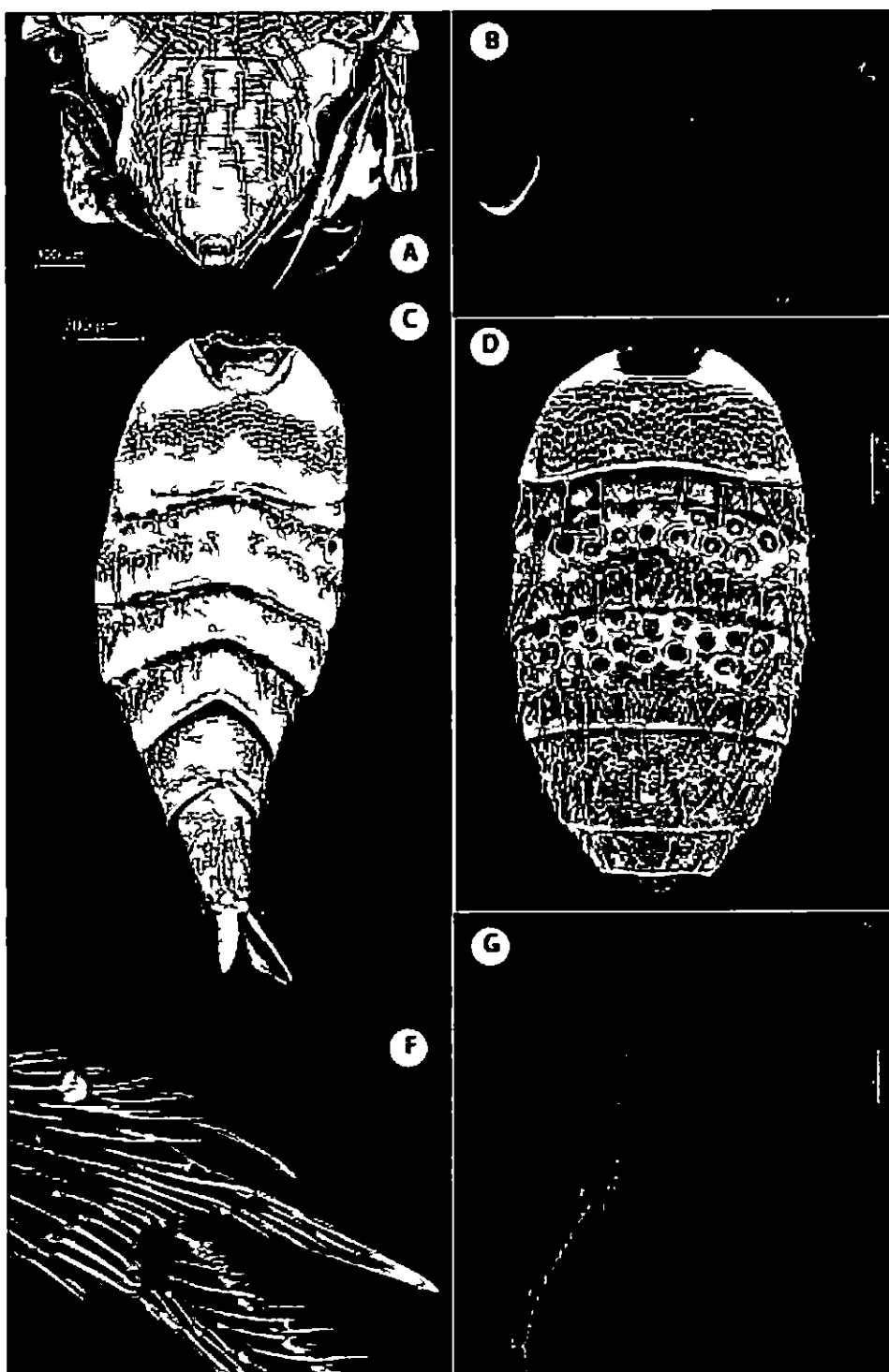


Figura 8 *O. venustus* A) Scutellum vista posterior B) Metasoma de la hembra vista lateral
 C) Metasoma de la hembra vista dorsal D) Metasoma del macho vista dorsal E) Espina
 tibial F) Pata posterior G) Pata posterior

II Estructura y diversidad de las comunidades de parasitoides

La comunidad de parasitoides estuvo conformada por 368 ejemplares (N) emergidos de 164 talamos o camaras producidas entre inductores e inquilinos contadas entre los tres morfotipos de agallas expuestas tuberosas y cripticas esto representa el 43.4% de emergencia en todo el muestreo

Las comunidades asociadas a las agallas inducidas por especies de la tribu Cynipini (Cynipidae) estuvieron conformadas por comunidades de parasitoides pertenecientes en su mayoria a la superfamilia Chalcidoidea (96.2%) mientras que un pequeño grupo son miembros de la superfamilia Ichneumonoidea (3.8%) e inquilinos de la tribu Synergini (Cynipidae)

Dentro de Chalcidoidea, la familia con mayor numero de individuos fue Eulophidae (35.5%) seguida de Eurytomidae (33.9%) y Torymidae (20.87%). Las familias con menor numero de individuos se dieron en el siguiente orden Braconidae (3.52%) Ormyridae (2.98%) Eupelmidae (1.9%) Pteromalidae (1.08%) e Ichneumonidae (0.26%)

Aprostocetus (Eulophidae) fue el género con mayor numero de individuos seguido en orden descendente por *Eurytoma*, *Torymus*, *Sycophila*, *Ormyrus*, *Eupelmus* y un genero de Pteromalidae no identificado que emergió de una agalla expuesta. Sin embargo la mayor diversidad de morfoespecies se observo en los generos *Sycophila* (Eurytomidae) y *Torymus* (Torymidae) los cuales presentaron al menos una especie representativa en cada tipo de agalla. A diferencia de lo observado en los tres géneros identificados de Ichneumonoidea *Clistopyga*, *Bracon* y *Psenobolus* que estuvieron presentes cada uno en una sola agalla, estos dos ultimos coincidieron en el tipo de agalla tuberosa y dura, mientras que *Clistopyga* se desarrollo en una agalla expuesta y blanda (Ver Anexo I)

Complejo de Agallas

Las agallas fueron inducidas en tres especies de *Quercus* *Q. salicifolia* (sección *lobata*) *Q. lancifolia* y *Q. bumelioides* (sección *Quercus*). De estas tres especies de plantas *Q. salicifolia* fue la que presentó el mayor número de especies de parasitoides asociados a sus gallas 18 de 24 seguida por *Q. bumelioides* con 13 de 24 especies de parasitoides y *Q. lancifolia* fue la que presentó menos especies de parasitoides seis de 24.

Las especies de parasitoides excluyendo a aquellas pertenecientes al género *Ormyrus* (que serán analizadas por separado) emergieron de ocho de las diez especies inductoras de gallas de la tribu Cynipini: *Amphibolips castroviejoi*, *A. aliciae*, *A. salicifoliae*, *Bassetia aulicola*, *Disholcaspis bisethiae*, *D. bettyanne*, *Loxaulus championi*, *L. panamensis*, *Odontocynips championi* y *O. hansonii*. La mayoría de las agallas con excepción de *L. panamensis* y *O. hansonii* además de parasitoides estuvieron habitadas por los inquilinos del género *Synergus* (Tribu Synergini).

El mayor número de individuos y especies de parasitoides emergió de las agallas inducidas por especies del género *Amphibolips* (Fig. 9) inductor en *Q. salicifolia* seguido de las agallas inducidas por especies del género *Disholcaspis* (Fig. 10) que indujo agallas en *Q. bumelioides* y *Q. lancifolia*. Las especies de los géneros *Amphibolips* y *Disholcaspis* se caracterizaron por elaborar agallas expuestas en peciolos o ramitas de las plantas. La menor cantidad de especies e individuos de parasitoides se obtuvo en agallas inducidas por especies de los géneros *Odontocynips* (Fig. 11) así como de los géneros *Bassetia* y *Loxaulus* (Fig. 12). Las especies inductoras del género *Odontocynips* desarrollaron agallas en *Q. bumelioides* y *Q. lancifolia* siendo estas de aspecto tuberosas y consistencia dura. De las dos especies de este género solo se dio emergencias de parasitoides en agallas inducidas por la especie *O.*

championi no así en *O. hansonii*. Mientras que las especies inductoras pertenecientes a los géneros *Bassetia* y *Loxaulus* desarrollaron agallas cripticas en el interior de peciolos o ramas de *Q. bumeloides* y *Q. lancifolia*. Dentro del género *Loxaulus* solo se dieron emergencias en la especie *L. championi* no así en *L. panamensis* (Cuadro 2)

Las especies de agallas tipo cripticas inducidas por los géneros *Loxaulus* y *Bassetia* presentaron la mayor cantidad de talamos producidos entre especies inductoras e inquilinas (50.3%) mientras que los talamos de las agallas de tipo expuestas en peciolos o ramas inducidas por especies de los géneros *Amphibolips* y *Disholcaspis* representaron el 28% y en tercer lugar las agallas de aspecto tuberosas inducidas por especies de *Odontocynips* obtuvieron el 21.7% de la cantidad de talamos. No obstante siendo las agallas cripticas aquellas con mayor cantidad de talamos obtuvieron un menor porcentaje de emergencias de parasitoides respecto a las agallas expuestas y tuberosas.

Entre las agallas de tipo expuesta la que presentó mayor diversidad y abundancia de parasitoides fue *A. castrovieji* en el caso de las agallas tuberosas *O. championi* fue la única que tuvo emergencia de parasitoides representados en cinco especies y entre las agallas cripticas *L. championi* fue la única que presentó emergencia de parasitoides con cuatro especies (Cuadro 2)

Comunidades de Ormyrus

Las especies parasitoides del género *Ormyrus* emergieron en 15 de las 65 especies de gallas colectadas en Panamá. Las agallas de donde emergieron los *Ormyrus* pertenecen a siete géneros de Cynipidae: *Amphibolips*, *Andricus*, *Cynips*, *Callirhytis*, *Disholcaspis*, *Dryocosmus* y *Neuroterus* (Fig. 13). La especie *O. venustus* presentó el mayor número de individuos emergidos entre los siete géneros arriba mencionados y en 13 de las 15 especies de

gallas seguida de *O unifasciatipennis* emergida en dos generos y tres especies inductoras y por ultimo *O hegei* cuyo reporte es nuevo para Panamá, emergida unicamente en la agalla inducida por *D bisethiae*

Haciendo una comparacion entre los inductores cinipidos de agallas asociados a *Ormyrus* en el muestreo se colectaron seis de los 20 generos de inductores de agallas reportadas para el Neártico pero en ese reporte (Hanson 1992) no aparece el genero inductor *Cynips* colectado en Panamá. En otra comparacion con los generos inductores del Paleártico este solo aparecen tres géneros en comun con Panama (*Andricus* *Cynips* y *Neuroterus*)

Las especies de *Ormyrus* parasitaron solo agallas expuestas no tuberosas ni cripticas pero prefirieron las agallas expuestas formadas en hojas inducidas por los generos *Andricus* *Cynips* *Dryocosmus* y *Neuroterus* sobre las expuestas formadas en peciolos o ramas inducidas en *Amphibolips* *Disholcaspis* y *Callirhytis* (Cuadro 3)

Medidas de la diversidad y asociacion

Los estimadores de diversidad Chao 2 y Jackknife sugieren un promedio de 39 especies de parasitoides asociados a los complejos de las 10 especies de agallas estudiadas lo cual indica que con las 24 especies encontradas el muestreo alcanzó un 62% de las especies esperadas

Los indices de dominancia y riqueza de especies parasitoides en cada agalla mostraron ser inversamente proporcionales (Cuadro IV) ya que en aquellas agallas donde se obtuvo mayor riqueza de especies la dominancia disminuia, como se observo en cuatro de las cinco especies de agallas de tipo expuestas *A castroviejoi* *A aliciae* *D bisethiae* y *D bettyanne* en cambio en aquellas agallas donde se dio una menor riqueza de especies el indice de

dominancia aumentaba, como se observó muy particularmente en la medida de diversidad de los parasitoides que emergieron de la agalla inducida por *A salicifolia* la cual aunque forma parte del bloque de agallas de tipo expuestas solo emergieron dos especies de parasitoides *Aprostocetus* sp 1 y *Torymus* sp 5 siendo *Aprostocetus* sp 1 la especie mas dominante en esta agalla En la agalla inducida por *B caulicola* donde emergió un individuo de una sola especie de parasitoide (*Sycophila* sp 4) no se obtuvo una medida de dominancia similar a la presentada en *A salicifoliae* pues no era comparable con el numero de ejemplares de parasitoides emergidos de *A salicifoliae*

Otro parámetro calculado fue la especificidad de los parasitoides en cada agalla y los resultados muestran que si hay una relación directa con la dominancia e inversa con la riqueza de especies En el caso de la especie de agalla *A salicifolia* las especies de parasitoides emergidos presentaron el valor mas cerca de cero esto refleja una especificidad fuerte con su agalla hospedadora, porque comparte pocas especies de parasitoides con otras agallas (Cuadro 1)

Por otra parte el calculo de la especificidad además de definir cuales complejos de parasitoides son más específicos tambien permite reconocer en cual de las especies inductoras se da la mayor especificidad y entre cual de los morfotipos de agallas hubo mayor especificidad de especies parasitoides Los cálculos de especificidad muestran que hay mayor especificidad de especies parasitoides en las agallas tuberosas y crípticas y menor especificidad de especies en las agallas expuestas con la excepción de *A salicifolia* cuyas características fenotípicas presentan una variación respecto a sus con generes *A castroviejo* y *A aliciae* (Cuadro 2) La especificidad está conectada con la cantidad de especies parasitoides

compartidas así que entre menos especies de parasitoides se compartan entre las agallas más específicas son estas especies en las agallas

La diversidad β se estimó en base al índice de similitud de rangos múltiples de Diserud & Ødegaard y en términos generales este índice indica que los complejos de parasitoides entre las especies de agallas estudiadas comparten un 60% de similitud. El análisis Factorial de Correspondencia indica que existe una fuerte dependencia de las especies de parasitoides y las agallas ($\chi^2 = 815$ $p < 0.0001$ $g.l. = 161$ $\alpha = 0.05$) (Fig. 15). La asociación de los complejos de parasitoides está basada principalmente en el género del inductor de agallas; sin embargo, existe también asociaciones basadas en el hábito de la agalla como es el caso en las agallas de tipo crípticas (Fig. 14). La mayor similitud ocurre dentro de las especies inductoras de agallas expuestas: *A. castroviejoi*, *A. aliciae*, *A. salicifoliae*, *D. bisethiae* y *D. bettyanne* de igual modo dentro de las tuberosas inducidas por el género *Odontocynips* y en aquellas agallas tipo crípticas inducidas por *Loxaulus* y *Bassetia* la similitud entre ellas es cercana pero se aleja del resto de las agallas debido a la disminución en el número de especies contadas.

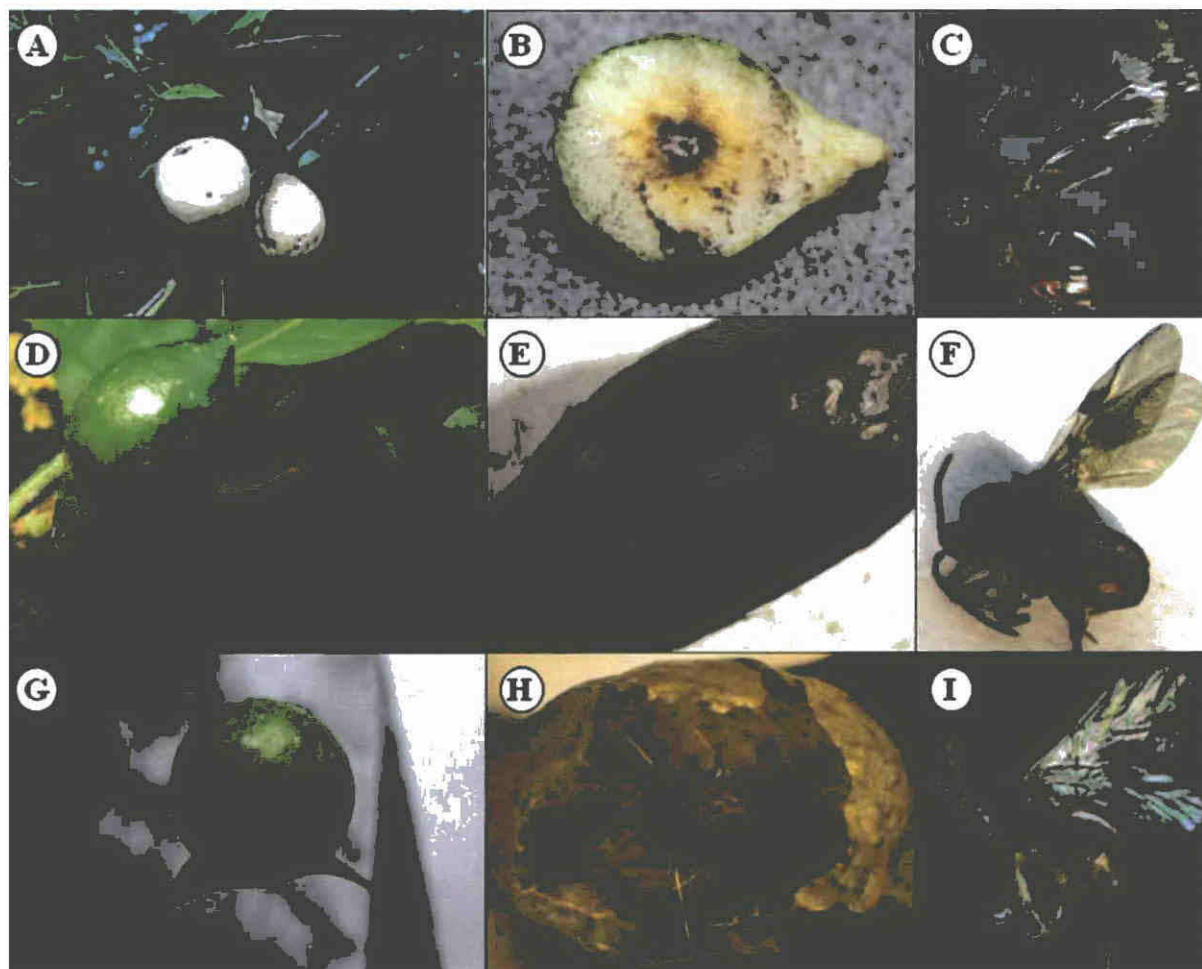


Figura.9. Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies del género *Amphibolips* A-C). *A. castroviejoii*. (A) agalla madura. (B) Corte mostrando la cámara interna de la agalla. (C) Habitus de la hembra. (D-F) *A. aliciae*. (D) Agalla madura. (E) Estructura interna (F) Habitus de la hembra. (G-I) *A. salicifoliae* . (G) Agalla madura. (H). Corte interno mostrando la cámara interna. (I) Habitus de la hembra.

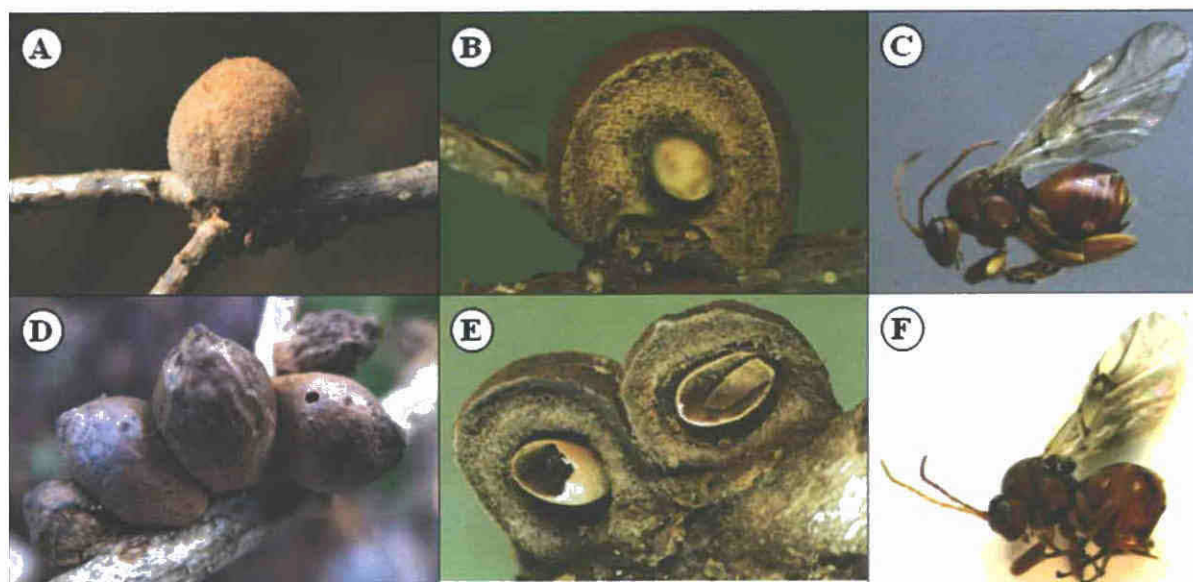


Fig. 10. Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies del género *Disholcaspis* A-C). *D. bisethiae*. (A) agalla madura. (B) Corte mostrando la cámara interna de la agalla. (C) Habitus de la hembra. (D-F) *D. bettyanne*. (D) Agalla madura. (E) Estructura interna (F) Habitus de la hembra.

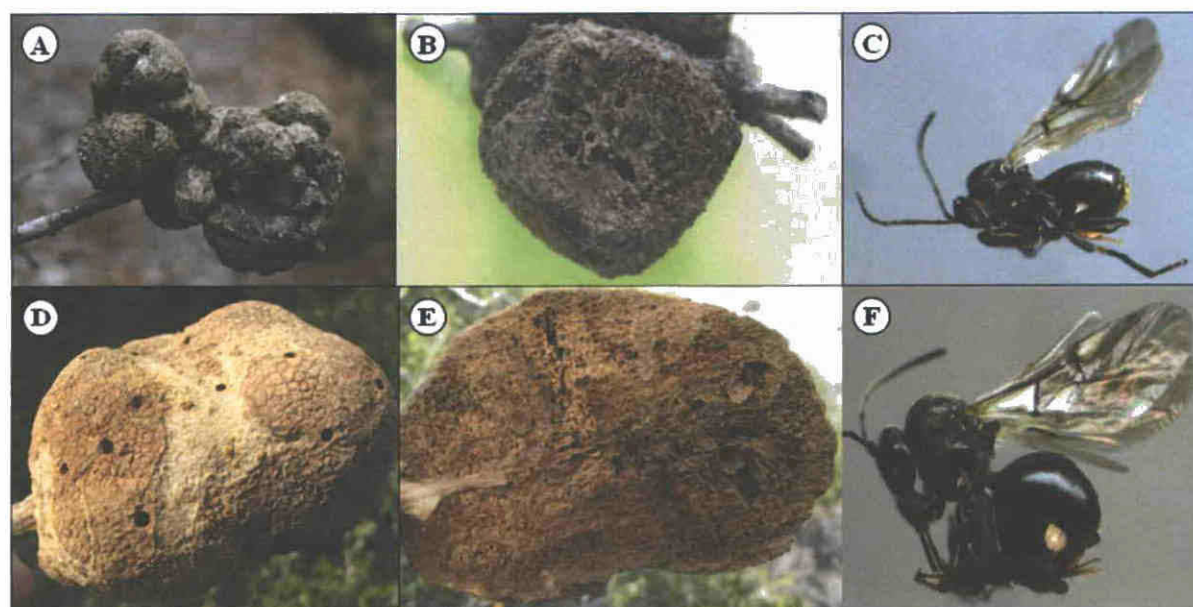


Fig. 11. Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies del género *Odontocynips* A-C). *O. championi*. (A) agalla madura. (B) Corte mostrando la cámara interna de la agalla. (C) Habitus de la hembra. (D-F) *O. hansonii*. (D) Agalla madura. (E) Estructura interna (F) Habitus de la hembra.

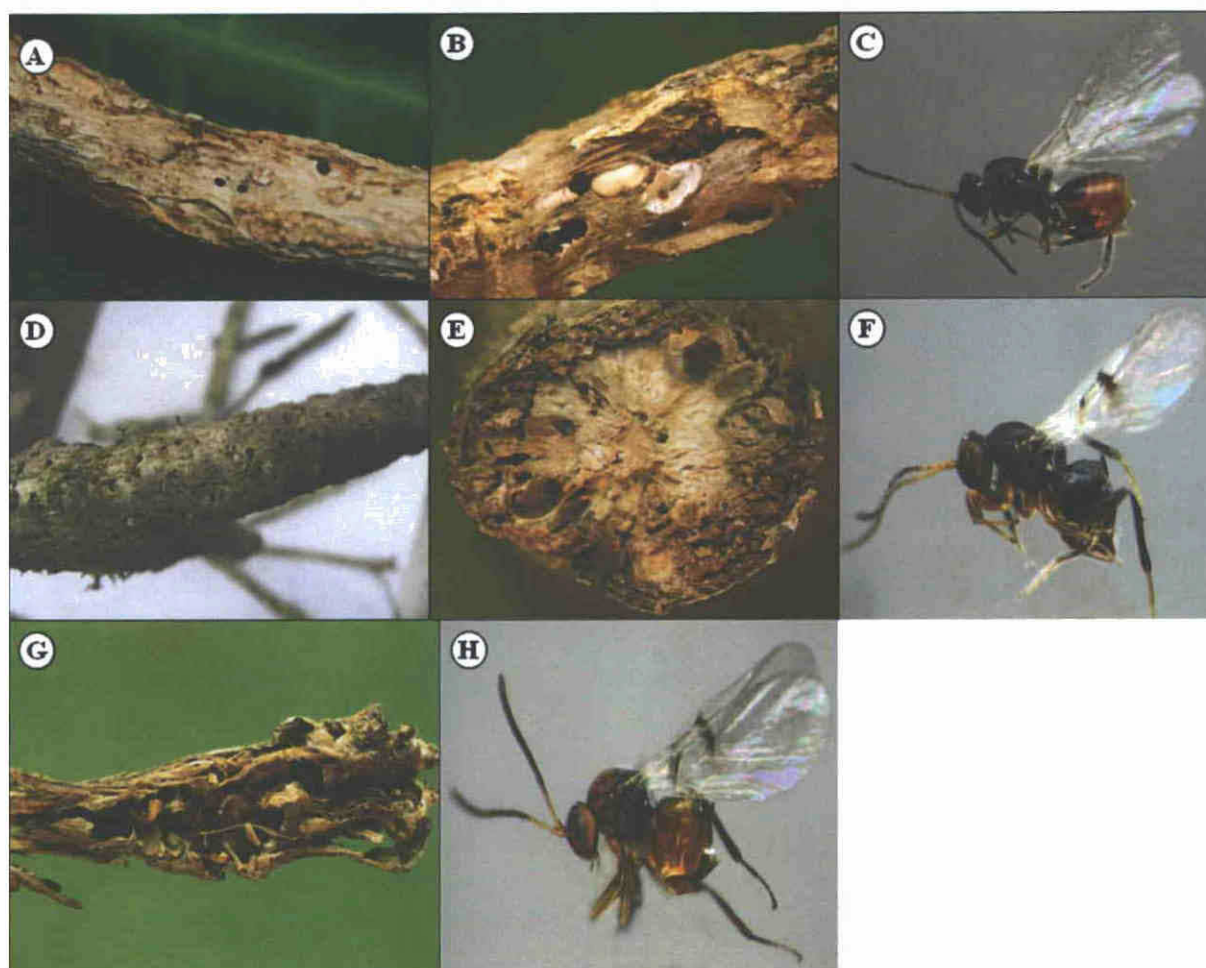


Figura 12. Habitus y morfología de las agallas inducidas por especies de los géneros *Bassettia* y *Loxaulus* (A-C). *B. caulicolai*. (A) agalla madura. (B) Corte mostrando la cámara interna de la agalla. (C) Habitus de la hembra. (D-F) *L. championi*. (D) Agalla madura. (E) Estructura interna (F) Habitus de la hembra. (G-H) *L. panamensis*. (G) Agalla madura. (H). Habitus de la hembra

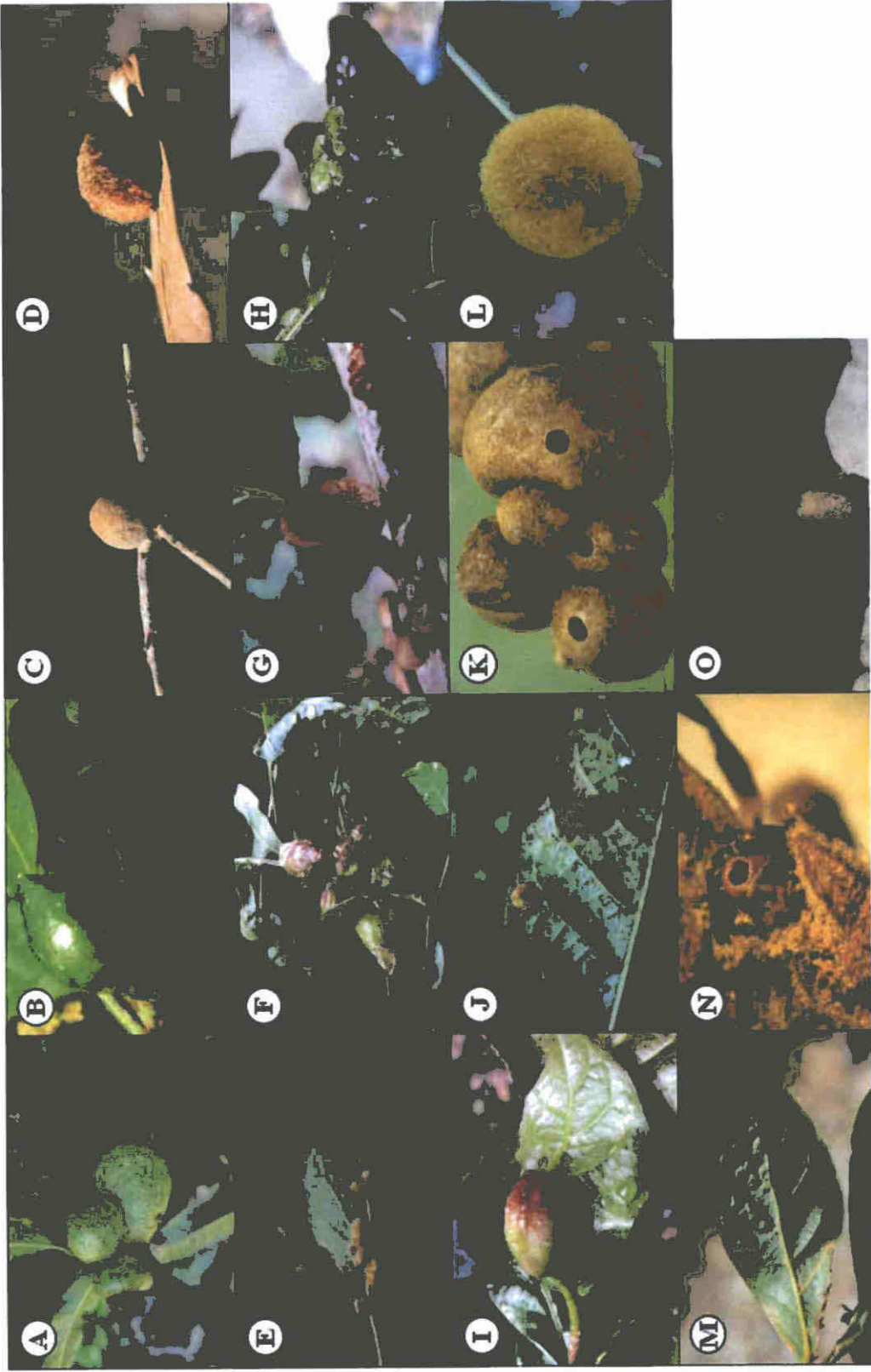


Figura 13. Agallas parasitadas por especies del género *Ormyrus*

Cuadro II CLASIFICACION DE LAS ESPECIES INDUCTORAS DE AGALLAS PARASITADAS EN PLANTAS DE QUERCUS

Planta Hospedera	Especie Inductora	Tipos de agalla	Especies Inquilinas	Individuos de Parasitoides	Morfoespecies de Parasitoides
<i>Q salicifolia</i>	<i>A castroviejoi</i>	E	<i>S elegans</i>	111	13
<i>Q salicifolia</i>	<i>A aliciae</i>	E	<i>S elegans</i>	87	9
<i>Q salicifolia</i>	<i>A salicifoliae</i>	E	<i>S elegans</i>	25	2
<i>Q lancifolia</i>	<i>D bisethiae</i>	E	<i>S elegans/ S nicaraguensis</i>	58	8
<i>Q bumelioides</i>	<i>D betyanne</i>	E	<i>S elegans</i>	65	7
<i>Q bumelioides</i>	<i>O championi</i>	T	<i>S mesoamericanus</i>	16	5
<i>Q lancifolia</i>	<i>O hansonii</i>	T	n/a	0	0
<i>Q bumelioides</i>	<i>B caulicola</i>	C	<i>S luteus</i>	1	1
<i>Q bumelioides</i>	<i>L championi</i>	C	<i>S luteus</i>	5	4
<i>Q bumelioides</i>	<i>L panamensis</i>	C	n/a	0	0

Tipos de agallas E Expuesta, T Tuberosas y C Criptica, n/a no aplica

Cuadro III ESPECIES DE ORMYRUS Y DE AGALLAS PARASITADAS

Especies de <i>Ormyrus</i>	Individuos de <i>Ormyrus</i>	Especie Inductora	Tipo de agalla
<i>O venustus</i>	1	<i>Amphibolips castroviejae</i>	E/P
<i>O venustus</i>	5	<i>A aliciae</i>	E/P
<i>O venustus</i>	20	<i>Andricus guatemalensis</i>	E/H
<i>O venustus</i>	3	<i>Andricus sp</i>	E/H
<i>O venustus</i>	1	<i>Callirhytis sp</i>	E/P
<i>O venustus</i>	13	<i>Cynips spl</i>	E/P
<i>O venustus</i>	1	<i>Cynips sp2</i>	E/H
<i>O hegei</i>	3	<i>Disholcaspis bisethiae</i>	E/P
<i>O unifasciatipennis</i>	1	<i>D bisethiae</i>	E/P
<i>O venustus</i>	5	<i>D bisethiae</i>	E/P
<i>O venustus</i>	2	<i>D bettyanne</i>	E/P
<i>O venustus</i>	1	<i>Dryocosmus sp</i>	E/H
<i>O venustus</i>	21	<i>Neuroterus spl</i>	E/H
<i>O venustus</i>	15	<i>Neuroterus sp2</i>	E/H
<i>O unifasciatipennis</i>	25	<i>Neuroterus sp3</i>	E/H
<i>O venustus</i>	25	<i>Neuroterus sp4</i>	E/H
<i>O unifasciatipennis</i>	1	Desconocido	E/H

Tipo de agalla E/P Expuesta formada en peciolo E/H Expuesta formada en hojas

**Cuadro IV PARAMETROS ESTADÍSTICOS Y DIVERSIDAD A DE LOS COMPLEJOS DE PARASITOIDES
EN DIEZ AGALLAS DE CYNIPIDAE**

Especies de Agalla	Morfoespecies Parasitoides	Individuos Parasitoides	L	Dominancia	Riqueza de Especies	Especificidad	C	d
<i>A castrovieji</i>	13	111	7	0 52	2 54	0 4638	0 036	0 462
<i>A aliciae</i>	9	87	8	0 25	2 02	0 3571	0 080	0 8
<i>A salicifoliae</i>	2	25	1	0 85	0 31	0 0714	0 250	0 5
<i>D bisethiae</i>	8	58	6	0 25	1 75	0 2856	0 094	0 75
<i>D betyanne</i>	7	65	7	0 34	1 44	0 2499	0 167	1
<i>O championi</i>	5	16	1	0 58	1 44	0 1785	0 040	0 2
<i>O hanson</i>	0	0	0	0	0	n/a	n/a	0
<i>B caulicola</i>	1	1	1	0 33	1 82	0 1071	0 222	0 667
<i>L championi</i>	4	5	4	0 22	2 06	0 1786	0 200	1
<i>L panamensis</i>	0	0	0	0	0	n/a	n/a	0

L= especies parasitoides compartidas C= conectancia d= densidad de conexión n/a= no aplica

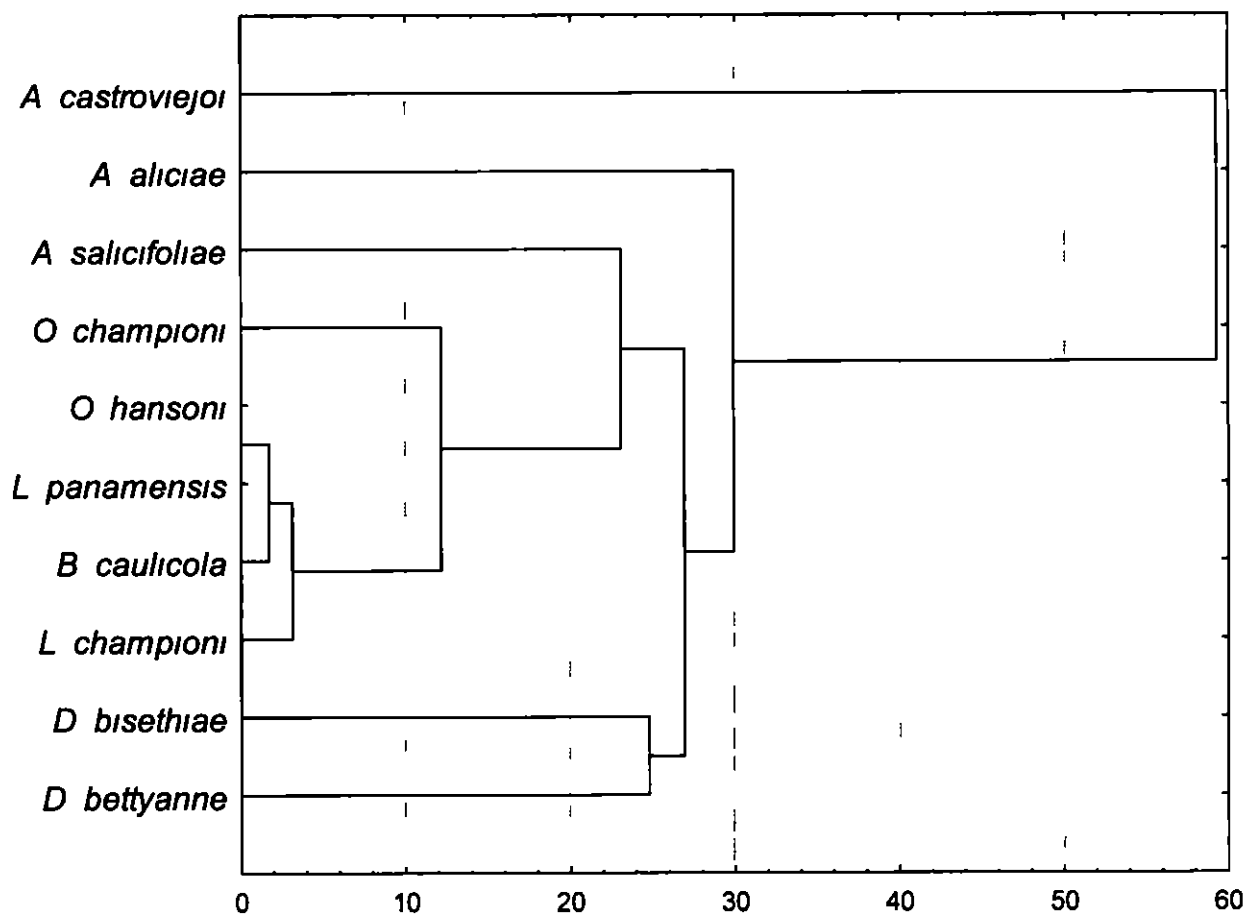


Fig 14 Análisis de conglomerados basados en la similitud de los complejos de parasitoides de diez especies de Agallas de Cynipidae

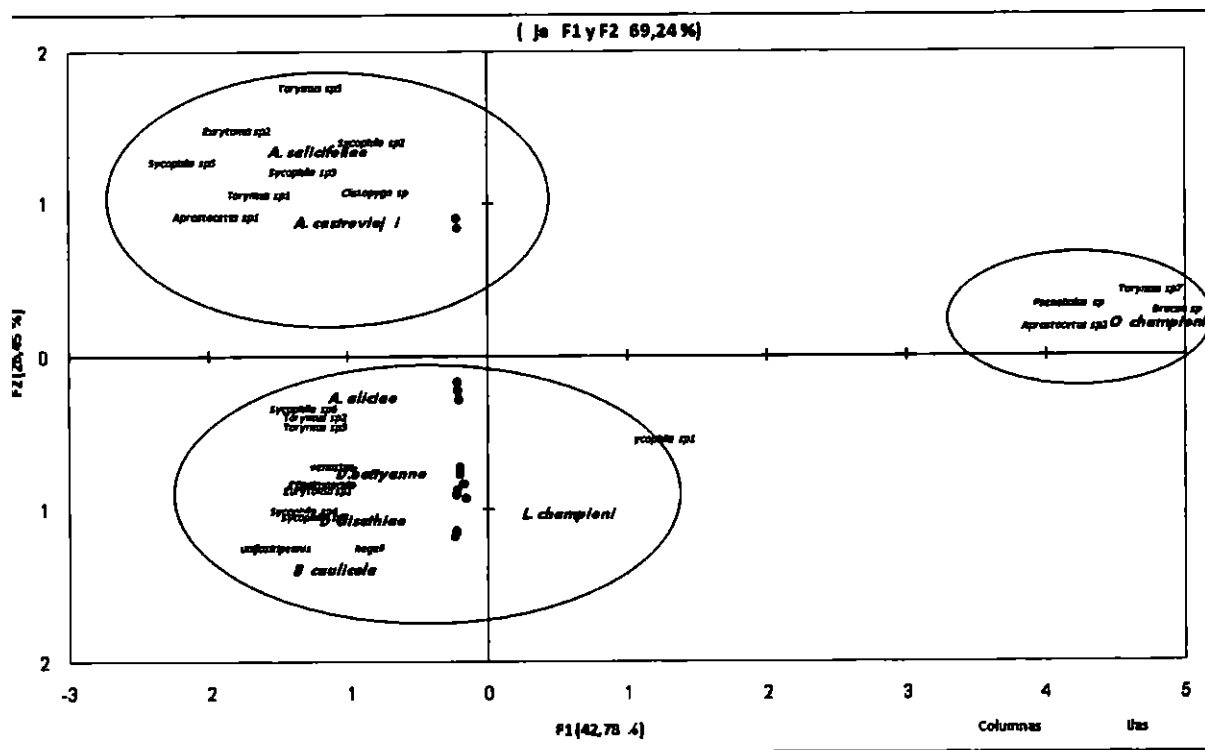


Fig. 15 Análisis Factorial de Correspondencias (AFC) para las especies parasitoides de los tres morfotipos de agallas

III Redes Semi cuantitativas

1 Redes semicuantitativas para 24 especies de Parasitoides

En la elaboración de la red trófica global de las 24 especies de parasitoides asociados a diez especies de agallas se observó una mayor emergencia de parasitoides en agallas de hábito expuestas correspondientes a los géneros *Amphibolips* y *Disholcaspis* en comparación con agallas de hábito tuberosas del género *Odontocynips* y crípticas pertenecientes a los géneros *Bassetia* y *Loxaulus*. Los vínculos expresados en tres tipos de líneas (Fig. 16) se ha podido agrupar a las especies parasitoides en parasitoides asociados a ≥ 4 especies de agallas. Estas especies fueron *Eurytoma* sp 1, *Aprostocetus* sp 1, *O. venustus*, *Sycophila* sp 1, *Sycophila* sp 4 y *Torymus* sp 2.

siendo *Sycophila* sp 1 la única que no tuvo como agalla común a *A. castroviejo*. Otro grupo lo conforman cuatro morfoespecies vinculadas a un número de dos a tres agallas: *Eupelmus* sp, *Sycophila* sp 8, *Torymus* sp 3 y una morfoespecie no identificada, cuya agalla común fue *A. aliciae* y un grupo mayoritario de 14 morfoespecies de parasitoides marcadas con líneas intermitentes son las que presentaron emergencias en una especie de agalla, los vínculos variaron siendo las especies inductoras *A. castroviejo* y *O. championi* las que presentaron mayor emergencia de estas morfoespecies singulares seguidas en orden descendente por *D. bisethiae*, *A. aliciae* y *A. salicifoliae*.

La red de parasitoides de la comunidad de especies de agallas del género *Amphibolips* muestra que las agallas *A. castroviejo* y *A. aliciae* presentaron la mayor cantidad de emergencias siendo *Aprostocetus* sp 1 la morfoespecie con mayor cantidad de individuos distribuidos en las tres especies de *Amphibolips*. Cuatro morfoespecies parasitoides: *Eurytoma* sp 1, *O. venustus*, *Sycophila* sp 4 y *Torymus* sp 2 estuvieron asociadas a dos de las tres especies de *Amphibolips*, es decir a *A. castroviejo* y *A. aliciae*. Las 13 morfoespecies restantes solo estuvieron asociadas a una de las tres especies de agallas de las cuales ocho emergieron en *A. castroviejo* siendo *Clistopyga* sp la única representante de la familia Ichneumonidae en *A. aliciae* emergieron cuatro morfoespecies de las cuales una todavía se mantiene como no identificada y solo *Torymus* sp 5 emergió en *A. salicifoliae* siendo esta la agalla con menor cantidad de emergencia y diversidad de parasitoides (Fig. 17).

La comunidad de parasitoides en agallas del género *Disholcaspis* presenta una red con menor diversidad y abundancia de parasitoides e inductores, estos últimos con dos

especies *D bisethiae* y *D bettyanne* La red trófica muestra que cuatro morfoespecies de parasitoides *Eupelmus* sp *Eurytoma* sp 1 *O venustus* y *Torymus* sp 2 emergieron de ambas especies de agallas en tanto que siete morfoespecies parasitoides emergieron en una de las dos agallas cuatro emergieron de *D bettyanne* y tres de *D bisethiae* En estas agallas la diversidad de parasitoides solo estuvo representada por Chalcidoidea (Fig 18)

Aunque en el muestreo se identificaron dos especies de agallas para el genero *Odontocynips* la red trofica refleja que solo hubo emergencia en una de las dos especies es decir en *O championi* de la cual emergieron tres especies de Chalcidoidea, *Aprostocetus* sp 2 *Sycophila* sp 1 y *Torymus* sp 7 y dos especies de Braconidae siendo la morfoespecie *Psenobolus* sp la que tuvo el registro mas alto de emergencias y la morfoespecie que domino sobre el resto de los Chalcidoidea emergidos de *O championi* (Fig 19)

Las redes tróficas para las especies inductoras con habito criptico formadas por especies de los géneros *Bassetia* y *Loxaulus* muestran que la red más simple fue la formada entre la unica morfoespecie de parasitoide *Sycophila* sp 4 emergida de la especie inductora *B caulicola* (Fig 20) En las agallas de *Loxaulus* solo se dieron emergencias en *L championi* no así en *L panamensis* La mayoría de los parasitoides que emergieron de *L championi* pertenecian a la familia Eurytomidae pero en esta red vuelve a registrarse la emergencia de la morfoespecie no identificada emergida también en *A aliciae* y que se ha ubicado en la familia Pteromalidae (Fig 20)

Las redes de los complejos parasitoides y las especies de agallas de los cinco géneros inductores son coherentes con los estadisticos presentados en el Cuadro 4 ya

que la cantidad de líneas que vinculan a los taxa está directamente relacionado con la densidad de parasitoides en cada agalla y su conectancia, siendo las agallas con mayor número de vínculos las que presentaron densidades igual o cercanas a uno y conectancias bajas entre los parasitoides y sus agallas como fue el caso de *D bettyanne* cuyo número de especies parasitoides fue igual al número de agallas al que estuvieron vinculadas en el caso de *A castroviejo* aunque tuvo igual número de vínculos que *D bettyanne* estos representaron solo la mitad del número de especies parasitoides que emergieron de esta mientras que aquellas con menor cantidad de vínculos presentaron densidades cercanas a cero y conectancias más altas dependiendo también de la cantidad de especies emergidas

2 Redes Semicuantitativas para las especies de *Ormyrus*

La red trófica de las especies de *Ormyrus* se confeccionó aparte de la red que formaron las otras especies de parasitoides para ilustrar su asociación con 15 especies de agallas inducidas por la tribu Cynipini

Entre las especies de *Ormyrus* *O venustus* fue quien presentó la mayor emergencia en un mayor número de agallas (13) de las cuales solo la inducida por *D bisethiae* presentó traslape con las especies *O hegel* y *O unifasciatipennis*. El mayor número de individuos de *O venustus* emergieron de las agallas *Neuroterus* sp4 *Neuroterus* sp1 *A guatemalensis* *Neuroterus* sp2 y *Cynips* sp1 (Cuadro 3) vínculos representados con una leve variación en el grosor del tipo de línea (Fig 22)

Ormyrus unifasciatipennis estuvo presente en tres de 15 agallas pero fue en *Neuroterus* sp 3 donde registró el mayor número de emergencias como lo indica la

variación del grosor de la línea intermitente *O hegelı* solo estuvo presente en una agalla, la inducida por *D bisethıae* y se represento con una línea de tipo punteada (Figura 22)

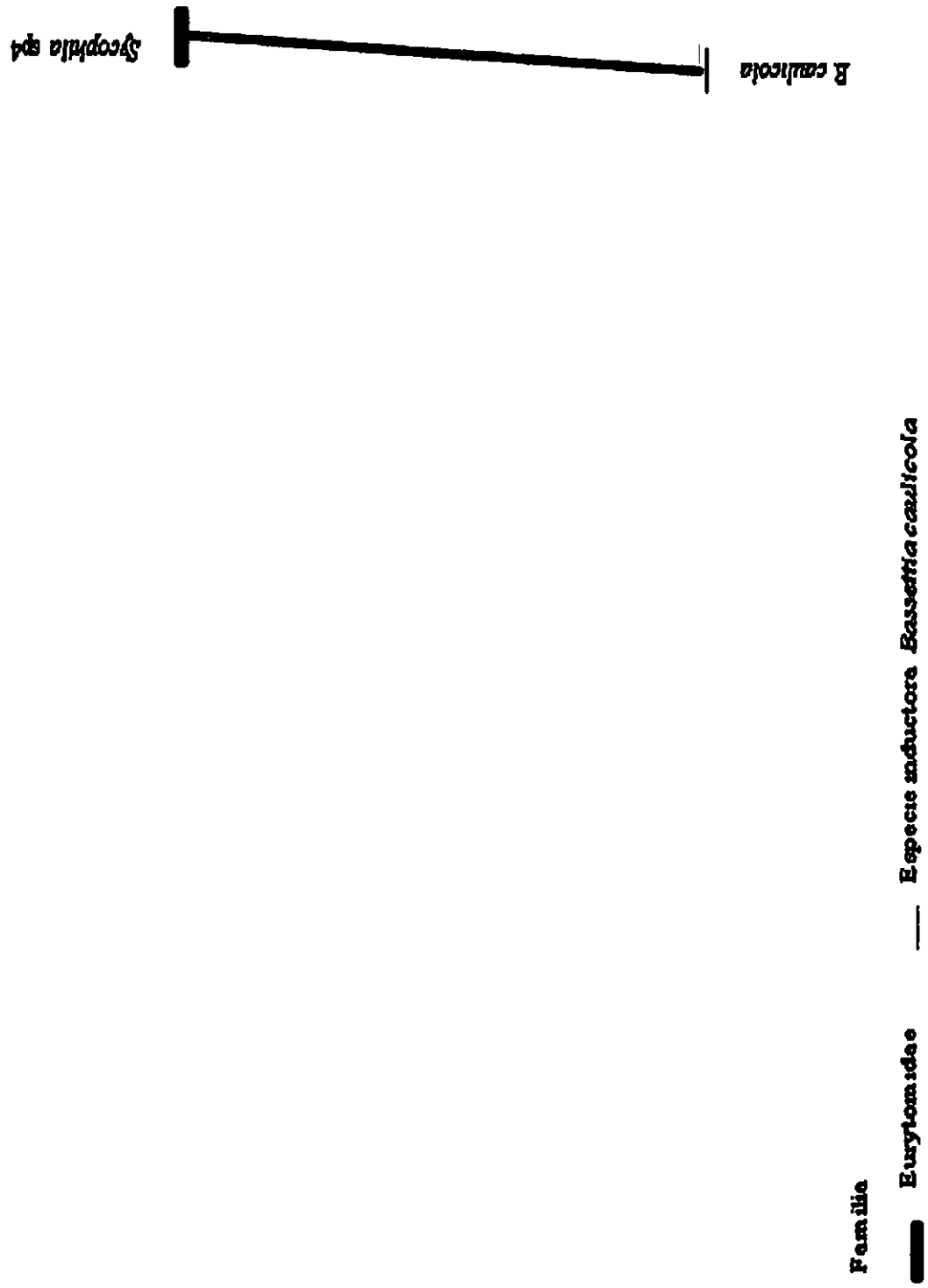


Fig 20 Redes tróficas de los parasitoides asociados a las agallas de *Bassettia*

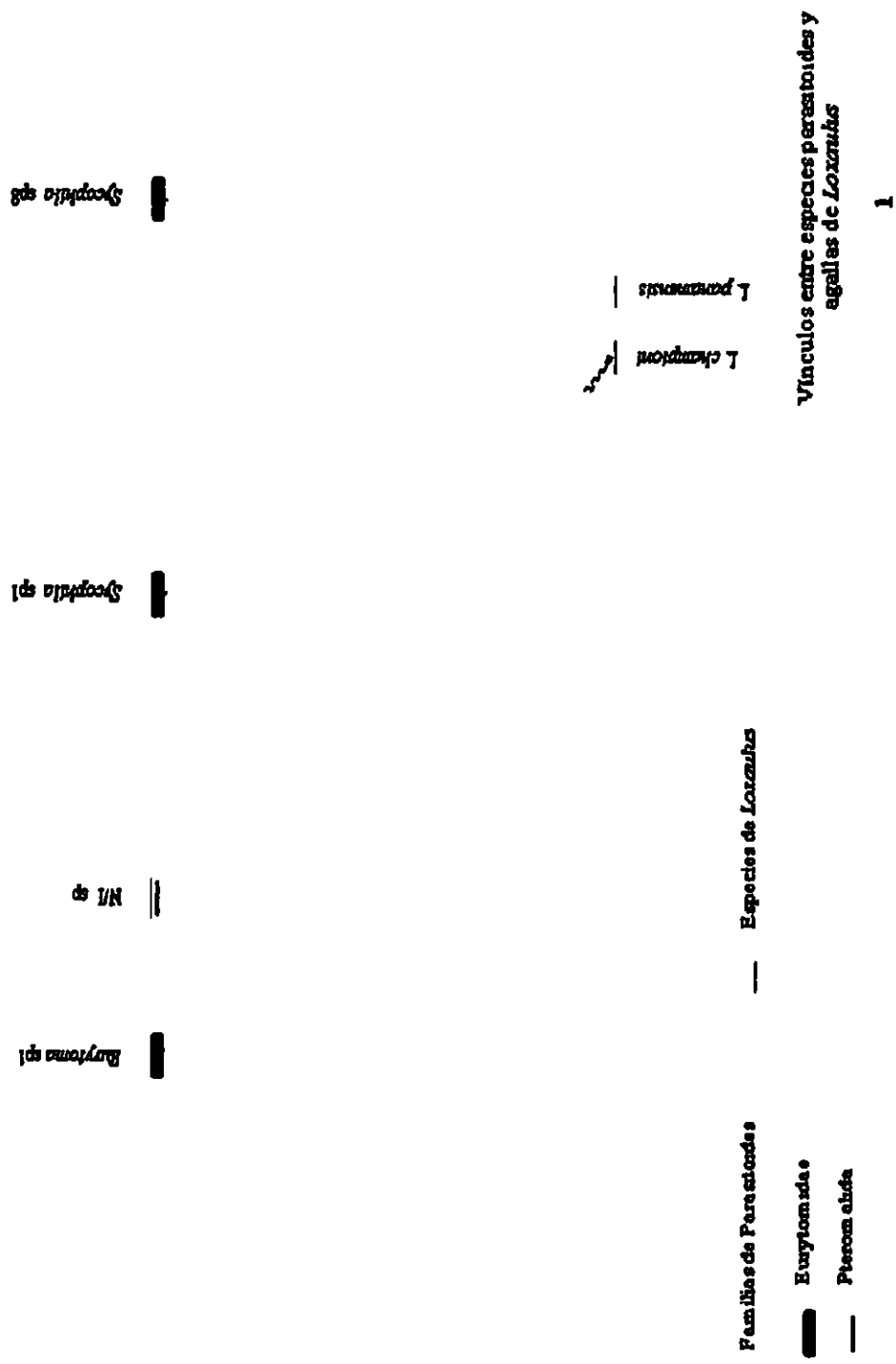


Fig 21 Redes tróficas de los parasitoides asociados a las agallas de *Loxaulus*

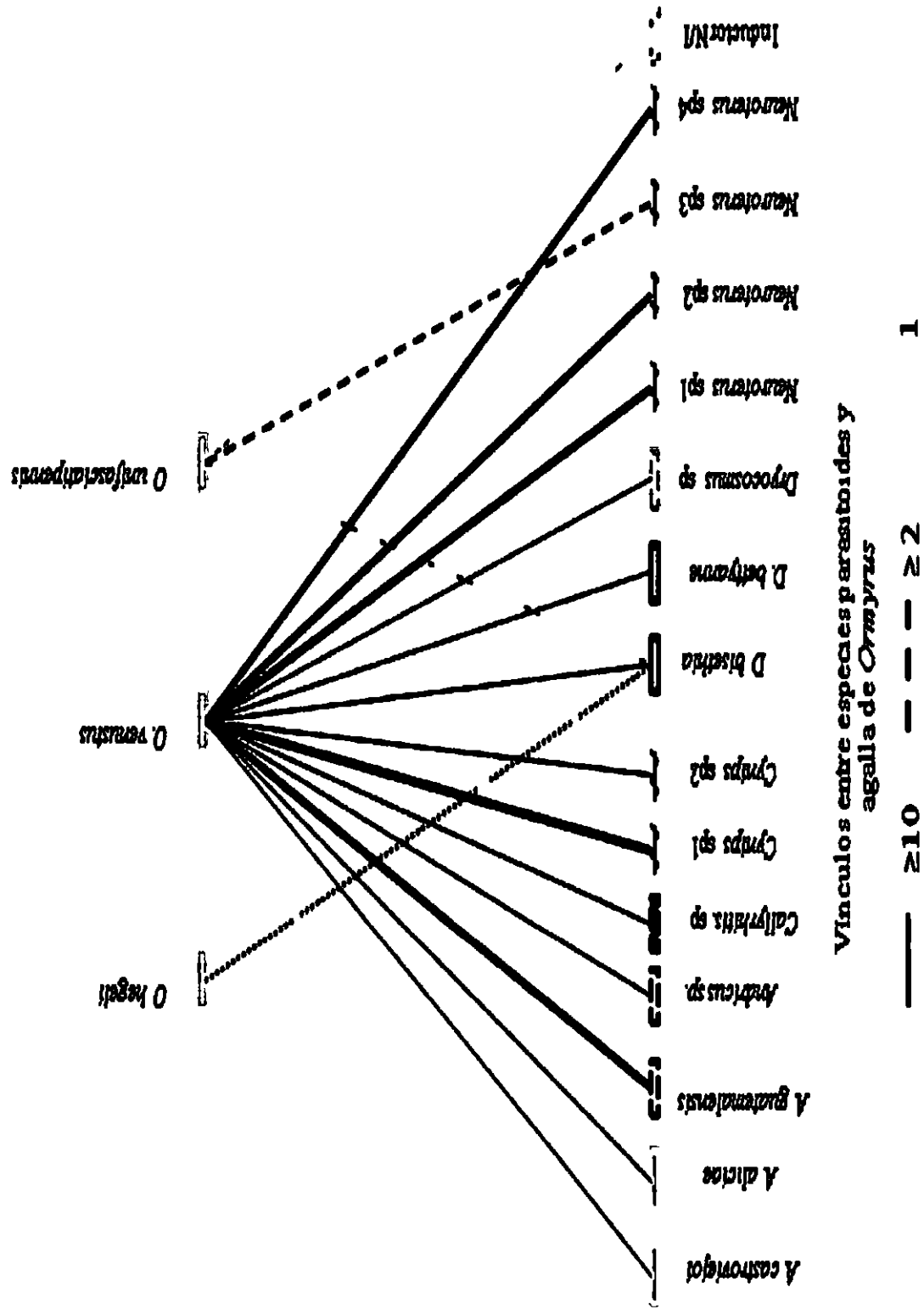


Fig 22 Redes tróficas de las especies del género *Ormyrus*

DISCUSIÓN

Composición faunística de los parasitoides en las agallas de Cynipidae

La identificación de los taxa parasitoides en las agallas de Cynipidae analizadas muestra que pertenecen mayoritariamente a seis familias de Chalcidoidea (Eurytomidae Torymidae Braconidae Pteromalidae Eupelmidae y Eulophidae) esto coincide con otros estudios sobre distribución de agallas inducidas por Cynipidae y comunidades de parasitoides asociadas a estas en otras zonas biogeográficas diferentes de la Neotropical (Hanson 1992 Nieves *et al* 2006 Askew *et al* 2006) Sin embargo aunque se ha mencionado que Ichneumonidea también tiene especies representativas dentro de las agallas inducidas por Hymenoptera, los taxa identificados para esta superfamilia mostraron baja densidad y diversidad dentro de los complejos estudiados. Es probable que su presencia al igual que otras especies de baja frecuencia dentro de Chalcidoidea, sea el resultado de varios factores que afectan a las comunidades galícolas de Cynipidae tales como la acción de factores filogenéticos y ecológicos relacionados con la especificidad del hospedador la arquitectura de cada red (con reclutamiento y exclusión de determinadas especies de parasitoides) la coevolución entre la planta hospedadora, el cinípido inductor y la comunidad de parasitoides (Ronquist y Liljeblad 2001) y la conectividad existente entre especies dentro del microhábitat de la agalla (Gómez 2007)

Varios estudios han mostrado que entre Ichneumonidea y Chalcidoidea, estos últimos son más exitosos en explotar hospederos pequeños y ocultos debido a que comparten relaciones de coevolución con la planta hospedera y el cinípido galícola (Ronquist y Liljeblad 2001)

Entre los siete géneros de Chalcidoidea, más estrechamente relacionados con agallas inducidas por Cynipidae están *Ormyrus*, *Sycophila* y *Eurytoma* y aunque otros géneros como *Torymus*, *Eupelmus*, *Aprostocetus* y miembros de Pteromalidae hallan emergido de las especies de Cynipidae parasitadas su relación con estas es menos estrecha ya que se han observado también atacando agallas inducidas por otros insectos de la familia Cecidomyiidae especies de Lepidoptera u otros gallicolas (Hanson y Gauld 2006) lo cual les ubica como insectos generalistas y polifagos. Esta condición según Hawking y Goeden (1984) y Stiling y Bossi (1997) les confiere una ventaja competitiva frente a la especificidad del hospedador porque favorece la competencia inter-específica. En cambio las especies monofagas están limitadas a la escasez y aleatoriedad del hospedador o por el contrario a una gran abundancia del hospedador primario y ausencia de otros alternativos (Gómez 2007).

La estructura de las comunidades de parasitoides asociados a insectos formadores de gallas también depende de las cualidades fisiológicas y morfológicas así como de las estrategias biológicas que cada especie desarrolla especialmente para reproducirse alimentarse localizar y alcanzar al hospedador (Godfray 1994) y es bien conocido que la mayoría de los géneros parasitoides encontrados tanto de Chalcidoidea como de Chalcidomorpha, se desarrollan como idiobiontes ectoparasitoides. Esta estrategia frente a la koinobiosis amplía los rangos de hospederos ya que les facilita el uso seguro del recurso permitiéndoles desarrollarse como especialistas mientras que los koinobiontes están más restringidos por la necesidad fisiológica para adaptarse al organismo vivo (Askew y Shaw 1986; Sheeha y Hawkins 1991; Althoff 2003).

La diversidad de los complejos parasitoides muestra una tendencia hacia las agallas de característica expuesta y disminuye frente a las agallas tuberosas y cripticas. La ocurrencia de

estas relaciones puede tener importantes consecuencias en la evolución y dinámica de las poblaciones porque puede impactar en la variación morfológica del hospedador y favorecer la adaptación a formas que reduzcan el parasitismo como se observa en las agallas crípticas y la evolución convergente (Stone y Schonrogge 2003 Abrahamson y Weis 1997) o por otro lado permite observar si las interacciones llevan a agudizar las características de susceptibilidad en los individuos hospedadores (como es el caso de lo observado en agallas expuestas) a esto se le conoce como ventana de vulnerabilidad la cual según Craig *et al* (1990) coincide con el periodo de emergencia del parasitoide que aprovecha en la escala espacio temporal de varios aspectos del hospedador como estadios de desarrollo del hospedador seleccionando el que represente mejores recursos y nutrientes la consistencia y edad de la agalla, seleccionando aquellas que sean más fáciles de penetrar sin embargo aunque el hospedador reuniera todas estas condiciones el éxito del parasitoide dependerá también de factores como la densidad del hospedador y la morfología del ovipositor el cual puede ser de razón excluyente al impedir a algunas especies de parasitoide depositar su huevo directamente en o sobre el hospedero (Van Hezewijk y Roland 2003)

Agallas Expuestas

La diversidad de parasitoides en las agallas expuestas muestra que a pesar de las estrategias defensivas con las que esta pueda contar presentar altos porcentajes de parasitismo debido en parte a una débil protección durante sus primeros estadios de desarrollo porque la planta produce una serie de metabolitos secundarios que promueven la colonización potencial en sitios o partes de la planta como son las hojas y ramas (Coley y Barone 1996) algunos autores explican la invasión de parasitoides en base a la hipótesis de la ventana de

vulnerabilidad en el primer estadio de desarrollo de las agallas cuando es mas blanda y más pequeña. En este momento son exitosos los ataques por parte de parasitoides monófagos especialistas con ciclos de vida sincronizados con el del gallicola (Nieves Aldrey 1998). Entre las agallas de morfotipo expuestas la agalla inducida por *A. castroviejo* tiene una consistencia esponjosa mientras que las inducidas por *A. aliciae* y *A. salicifoliae* presentan un contenido fibroso o filamentoso con un nucleo central. Sin embargo las similitudes entre estas ultimas son muy pequeñas o casi nulas. Estas diferencias son confirmadas por la descripción de estas tres nuevas especies de *Amphibolips* para Panamá, realizada por Medianero y Nieves (2010) la cual señala que aun perteneciendo *A. salicifoliae* a un mismo género de inductor sus características son atípicas y distintivas de las otras dos especies. El mayor potencial de competencia aparente entre las agallas de especies de Cynipidae está entre aquellas especies que inducen la agalla, tanto en el mismo nicho ecológico como en la misma familia de la planta (Gomez 2007).

A. salicifoliae presentó una riqueza de morfoespecies baja y una conectancia alta en comparación con las otras dos especies de agallas de *Amphibolips* y el resto de las especies inductoras ya que la conectancia está relacionada negativamente con la diversidad de parasitoides. Relación que se debe principalmente a la presencia de parasitoides polífagos y especies compartidas (Gómez 2007) como lo demuestra la presencia de *Aprostocetus* sp 1 especie parasitoide con un numero alto de especimenes emergidos de esta agalla pero inculada a otras tres especies de agallas.

Trabajos realizados con especies *Ormyrus* respaldan el hecho que existe una particularidad en agallas como *A. salicifolia* ya que hasta ahora se sabe que *Ormyrus* esta notablemente ausente de agallas con fibras radiales. Sin embargo la presencia de la especie *O.*

enustus en *A. aliciae* responde a su conocido hábito polífago y a factores filogenéticos que le inculcan directamente con el inductor. Por otra parte, está documentado que algunas especies pequeñas de *Ormyrus* están más bien vinculadas con los inquilinos (Synergini) de Cynipidae, que es lo que podría estar ocurriendo con otros parasitoides emergidos de *A. aliciae* y *A. alicifolia* (Hanson 1992).

gallas Tuberosas

Las agallas tuberosas son la mejor evidencia que no hay una dependencia entre el tamaño de la agalla y el éxito de ataque por parasitoides, siendo estas las que presentaron proporciones de talla más grandes que el resto, sin embargo su consistencia era dura. Según Craig *et al* (1990) el éxito de ataque ocurre cuando las agallas son suficientemente suaves para ser penetradas repetidamente y las larvas del hospedero están a corta profundidad. Quick *et al* (1998) han estudiado que la capacidad de penetración en agallas duras por parte de algunas especies de *Ormyrus* y *Torymus* está asociada a la presencia de altas concentraciones de manganeso en las valvas del ovipositor; además, esta capacidad también funciona como un agente de selección. Las especies parasitoides emergidas de las agallas tuberosas (*Bracon* y *Asenobolus*, *Aprostocetus* sp 2, *Torymus* sp 7 y *Sycophila* sp 5) presentan ovipositores largos y/o fuertes, además de un comportamiento polífago, lo cual les facilita su vinculación a estas gallas. No obstante, fue limitado porque solo se presentó parasitoidismo en una de las dos especies de agallas inducidas por el género *Odontocynips*, lo cual puede estar relacionado con factores filogenéticos involucrados en el fenotipo de la agalla, la disponibilidad espacio-temporal del nicho y calidad de recurso (Bailey *et al* 2009) haciendo de *O. championi* y *O.*

Abrahamson: dos especies con características particulares que en esta última resulta en la exclusión de parasitoides

Agallas Cripticas

En las agallas cripticas representadas en los géneros *Bassetia* y *Loxaulus* la baja emergencia de parasitoides parece estar asociada a la dificultad para encontrarlas lo que las hace menos susceptibles al parasitismo en comparación con aquellas de tamaño mediano (expuestas) o grandes como las tuberosas. Estudios realizados por Van Hezewijk y Roland (2003) sugieren otras razones por las cuales los parasitoides llegan a evitar parasitar hospedadores contenidos en agallas pequeñas una de estas es que son menos palatables debido a que contienen según Godfray (1994) más huevos de machos los cuales tienen baja calidad de nutrientes en comparación con huevos hembra de hospedadores y también debido a la acción de factores internos de conservación de las especies tanto de los inductores como de los parasitoides para evitar el riesgo de ser encontradas por depredadores (ej. Aves).

En estas agallas también se observó que solo una de las dos especies inductoras del género *Loxaulus* fue parasitada lo cual muestra que estas agallas desarrollan un efectivo mecanismo defensivo para pasar desapercibidas al no modificar notablemente los tejidos de la parte de la planta que ocupan como ocurre en el caso de las agallas expuestas y tuberosas. Según la hipótesis del Enemigo la alta mortalidad de hospedadores impuesta por los parasitoides en luchas insectos inductores de agallas conduce a la evolución de fenotipos de agallas que reduzcan el ataque por parasitoides o excluya al menos a una parte de ellos (Singer y Stireman 2005, Abrahamson y Blair 2008, Stone y Schonrogge 2003, Price *et al.* 1987, Waring y Price 1989 y Hawkins 1988).

Es importante mencionar que el papel de los Synergini en las agallas cripticas tambien es ambiguo porque aunque sus larvas representan una valiosa fuente de alimentación y son tambien capaces de inducir modificaciones en el tejido de la planta, algunas especies tiquilinas pueden llegar a ser letales asfixiando al inductor si se desarrollan dentro de la cámara larval de este (Ronquist 1994 y Askew 1984) la emergencia de parasitoides fue baja

II Redes Tróficas

Las redes tróficas del presente trabajo son el resultado de un exhaustivo trabajo taxonómico necesario para conocer que especies se encuentran realmente en las interacciones a que si no son correctamente identificadas para una localidad entonces el papel que estas juegan no puede ser comparado con su función en una red trófica establecida para otros sitios (Kaartinen *et al* 2010) y del analisis de parámetros ecologicos que permitieron finalmente trazar las relaciones y vínculos entre las especies inductoras de agallas y los complejos parasitoides para entender la arquitectura de las comunidades de agallas de Cynipidae y sus complejos parasitoides. Las investigaciones recientes sobre redes tróficas se han basado mayormente en datos cualitativos que representa la base de estudios de redes semi y totalmente cuantitativas (Bascompte *et al* 2006)

Al igual que el cluster de asociación los diagramas de las redes semi cuantitativas elaboradas muestra una semejanza en todas las formas de agallas pero especialmente entre los parasitoides e inductores de agallas con morfología expuesta tanto en peciolos, ramas y hojas. Esto indica que existe mayor presencia de generalista ecologicos dentro del amplio rango de agallas inducidas por Cynipidae en *Quercus* contrario a lo que ocurre cuando hay un numero pequeño de vinculos entre las especies indicando un ensamblaje de especialistas ecológicos

Jordano 1987) Gomez (2007) explica este fenómeno en base a que ocurre con mayor probabilidad un traslape de parasitoides asociados a las mismas especies o familias de plantas o inductores tal fue el caso de *Sycophila* sp 1 la cual estuvo en agallas inducidas en *Q. bumelioides* por tres especies de inductores diferentes *D. bettyanne*, *O. championi* y *L. championi* incluso logro parasitar otra especie de agalla *A. castroviejo* inducida en *Q. salicifolia*. La competitividad de esta especie queda comprobada por el éxito en parasitar y merger de agallas con fenotipos diferentes. Algo diferente ocurre en *Ormyrus* cuya inculacion es con el tipo de agalla expuestas ya sea en peciolo como en hojas inducidas en tres especies de *Quercus* diferentes (*Q. salicifolia*, *Q. lancifolia* y *Q. bumelioides*) y en al menos 11 especies de Cynipidae. En este caso queda demostrado que este genero esta mayormente asociado a agallas generalmente inducidas por Cynipidae en *Quercus* (Hanson 1992).

Otros autores como Hawkins y Goeden (1984) sugieren que los traslapes representan un patrón de repartición de los recursos. Esta hipótesis predice que algunos grupos de parasitoides pueden haberse especializado en hospedadores continuamente disponibles mientras que otros se comportan como generalistas sobre hospedadores efimeros teniendo como objetivo aumentar las probabilidades de reproducción.

A través del uso de las redes tróficas semi cuantitativas se ha determinado que los principales factores que estructuran las comunidades de parasitoides son la morfología de la galla y la época del año en que el inductor esta activo (Askew y Shaw 1974, 1979; Shaw y Askew 1976). Trabajando las comunidades de parasitoides asociados particularmente a gallas de *Quercus* se puede en parte simplificar la construcción de redes tróficas de modo

que se puede centrar en una o unas pocas especies de plantas hospedadoras (Memmott y Godfray 1994)

Las relaciones tróficas entre las comunidades que interactúan dependen de múltiples actores que van creando condiciones particulares en las zonas donde se localizan. Por ejemplo en el caso de los géneros inductores con los cuales está asociado particularmente *Ormyrus* la literatura menciona que se presentan variaciones entre diferentes regiones geográficas. Este fenómeno no es arbitrario sino que responde a procesos evolutivos que incluyeron barreras geográficas y distanciamiento en tiempo. Hay que recordar que los bosques de *Quercus* son principalmente del hemisferio norte y que América Central fue por mucho tiempo un lugar de remate en la distribución de estos bosques. El polen marino registrado del sitio DSDP 493 localizado en las costas del Pacífico Mexicano muestran que el *Quercus* llegó al área central del oeste Mexicano a comienzos del Mioceno (~10 M) cuando hubo una transición general de los bosques húmedos siempre verdes hacia los bosques semi-decíduos secos (Fournier 1982, Morley 2000). Por un largo período los *Quercus* residieron en América Central hasta la periferia sur de su área de distribución. Es hasta el Plioceno (~5 M) que se fue cerrando el Istmo de Panamá (Keigwin 1978, Webb y Rancey 1996) permitiendo un enorme intercambio de flora y fauna entre los dos hemisferios. De este modo es comprensible reconocer que en el Neotropico las relaciones multitróficas entre los insectos que colonizaron las plantas de *Quercus* estarán definidas por variantes diferentes a las de otras regiones.

A través del cluster de similitud ha sido posible conocer la estructura y comportamiento de las comunidades de agallas de *Quercus* y sus complejos parasitoides. Es evidente que el genotipo y otros factores ambientales que operan sobre cada agalla ejerce un efecto que se

refleja en las emergencias de las especies parasitoides. Añadido a esto, las relaciones se hacen más complejas ya que la mayoría de las agallas contienen inquilinos que en mayor o menor grado comparten parasitoides con el inductor (Askew y Shaw 1974 y 1979; Shaw y Askew 1976).

En el caso de agallas atípicas como *A. salicifolia* y otras de donde no emergieron parasitoides, es posible que se requiera de más muestreo para determinar si se trata de sincronías fenológicas (Bluthgen *et al.* 2006) entre esta y sus parasitoides como uno de los actores involucrados en la estructura pequeña de la comunidad, ya que los parasitoides identificados de las agallas con baja riqueza y abundancia se presentaron solo en el mes de marzo dentro del periodo muestreado; en cambio los parasitoides de *A. castroiei* y *A. aliciae* estuvieron presentes en al menos tres a cinco meses durante un año.

CONCLUSIONES

- 1 Se identificaron 24 especies de parasitoides la mayoría pertenecen a la superfamilia Chalcidoidea y una pequeña proporción a Ichneumonoidea
- 2 Las especies de parasitoides identificadas pertenecen a los generos *Aprostocetus* Westwood *Bracon* Fabricius *Clistopyga* Gravenhorst, *Eupelmus* Dalman *Eurytoma* Illiger *Ormyrus* Westwood *Psenobolus* Reinhard *Sycophila* Walker y *Torymus* Dalman
- 3 Se identificaron tres especies de la familia Ormyridae *O. hegelii* *O. venustus* *O. unifasciatipennis* Siendo *O. hegelii* reportado por primera vez para el Neotrópico
- 4 Las familias Eurytomidae a través de las morfoespecies identificadas para el género *Sycophila* y Torymidae con el género *Torymus* fueron las mas diversas
- 5 Los resultados apoyan la hipótesis que las especies de parasitoides presentaron una mayor asociación a las agallas inducidas por especies de un mismo genero de la Tribu Cynipini Sin embargo existe también una asociación de algunas especies debido a la estructura de las agallas
- 6 Algunos taxa de inductores colectados en Panama no están presentes en otras regiones geográficas por consiguiente podria suceder lo mismo con las especies de parasitoides especialmente en el caso de nuevas especies
- 7 La identificación de los parasitoides a nivel de géneros y morfoespecies permitio la elaboracion de una red global que ilustrara las relaciones entre estos y las especies de Cynipidae inductores en plantas de *Quercus* a nivel de Panamá y el Neotrópico

- 8 La identificación de tres especies de *Ormyrus* con el apoyo de especialista y fotografías electrónicas permitió la elaboración de su propia red trófica y la presentación del estado actual de estas especies en Panamá y el Neotrópico
- 9 La mayor parte de los parasitoides parecen tener mayores vínculos tróficos con las agallas de tipo expuestas y en muy baja proporción a agallas tuberosas y crípticas sobre todo en estas últimas los niveles de emergencia estuvieron bastante restringidos manteniendo casi niveles cero de emergencia
- 10 En términos de similitud los complejos de parasitoides están relacionados evolutivamente con la agalla y ecológicamente con el nicho lo cual condiciona o favorece la competencia de los parasitoides
- 11 Los valores de conectancia y especificidad de las especies de parasitoides en las agallas mostraron una relación inversa a la riqueza de especies. De modo que al aumentar la especificidad y la conectancia, la riqueza de especies era baja y viceversa

RECOMENDACIONES

Se recomienda al llevar a cabo trabajos con redes tróficas realizar una concienzuda labor de identificación de los taxa para partir de una buena base que sustente las relaciones taxonómicas entre los grupos involucrados y ayudar a mejorar la escasa información que existe en la región

Apoyarse en el uso de marcadores moleculares cuando se presenten especies crípticas difíciles de separar

Continuar el estudio de las redes tróficas en agallas de *Quercus* abarcando otros organismos involucrados en la relación como patógenos inquilinos y depredadores

Continuar los muestreos para dar seguimiento a otros estudios de dinámica poblacional que esclarezcan las relaciones fenológicas de los complejos parasitoides y las agallas que atacan

BIBLIOGRAFIA

- BRAMS P A MENGE B A MITTELBACH G G SPILLER, D A and YODZIS P
1996 The role of indirect effects in food webs – En Polis G A y Winemiller K O
(eds) Food webs integration of patterns and dynamics Chapman and Hall London
pp 371–395
- BRAHAMSON W G and BLAIR, C P 2008 Sequential radiation through host –race
formation herbivore diversity leads to diversity in natural enemies en Tilmon K (ed)
Specialization speciation and radiation the evolutionary biology of herbivorous insects
Berkeley (California) University of California Press Pp 188 202
- BRAHAMSON W G and WEIS A E 1997 Evolutionary ecology across three trophic
levels goldenrods gallmakers and natural enemies Princeton Monographs in
Population Biology Number 29 Princeton New Jersey Princeton University Press
456p
- BRAHAMSON W G HUNTER, M D MELIKA G and PRICE P W 2003 Cynipid
gall wasp communities correlate with oak chemistry *Journal of Chemical Ecology* 29
209 223
- CHTERBERG C V 1988a *Bracon lineifer* spec nov a peculiar new species from the
Netherlands (Hymenoptera Braconidae) *Entomologische Berichten* 49 191 194
- CHTERBERG C V 1988c Parallelisms in the Braconidae (Hymenoptera) with special
reference to the biology *Advances in Parasitic Hymenoptera Research* 1988 85 115
- ALTHOFF D M 2003 Does parasitoid attack strategy influence host specificity? a test with
new world braconids *Ecological Entomology* 28 500 502
- SKEW R R 1961a On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae
(Hymenoptera) in Britain *Transactions of the Society for British Entomology* 14 (11)
237 268
- SKEW R R 1961c On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae
(Hymenoptera) in Britain *Transactions of the Society for British Entomology* 14 237
268
- SKEW R R 1975 The organization of Chalcid dominated parasitoid communities
centred upon endophytic hosts pp 130 153 En Price P (ed) Evolutionary strategies
of parasitic insects and mites Plenum London
- SKEW R R 1984 The biology of gall wasp En Ananthakrishnan T N (Ed) Biology of
gall insects Oxford and IBH Publishing Co New Delhi Bombay Calcuta, pp 223 271

- ASKEW R R and SHAW M R 1974 An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasiting leafmining insects of deciduous trees in Britain *Biological Journal of the Linnean Society* 6 289-335
- ASKEW R R and SHAW M R 1979 Mortality factors affecting the leaf mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracilaridae) on oak and birch. 2. Biology of the parasite species *Zoological Journal of the Linnean Society* 67 51-64
- ASKEW R R y SHAW M R 1986 Parasitoid communities: Their size, structure and development. En: Waage J K and Greathead D (eds) *Insect Parasitoids* Pp 225-264. Academic Press, London
- ASKEW R R, SADEGHI S E and TAVAKOLI M 2006 Chalcidoidea (Hymenoptera) in galls of *Diplolepis mayri* (Hymenoptera, Cynipidae) in Iran: with the description of a new species *Pseudotorymus Masi* (Hymenoptera, Torymidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 142 1-6
- BAILEY R, SCHONROGGE K, COOK J, MELIKA G, CSOKA G, THUROCZY C and STONE G 2009 Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities. *PLoS Biol* 7(8) 1-12
- BASCOMPTE J, JORDANO P and OLESEN J M 2006 Asymmetric Coevolutioning network facilitate biodiversity Maintenance. *Science* 312 431-433
- BLAIR K G 1944 A note on the economy of the rose bedeguar gall *Rhodites rosae* L. *Proceedings and Transactions of the South London Entomological and Natural History Society* 1943 44 55-59
- BOUCEK Z 1986 Taxonomic study of Chalcidoid wasps (Hymenoptera) associated with gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) on mango trees. *Bulletin of Entomological Research* 76 393-407
- BURGER, W C 1977 Flora costaricensis: Fagaceae. *Fieldiana Bot* 40 74-75
- BURKS B D 1979 Superfamily Cynipoidea. En: Krombein K V, P D Hurd, D R Smith Jr. and B D Burks (eds) *Catalogue of Hymenoptera in America North of Mexico* Vol. I: Symphyta and Apocrita. Smithsonian Institution Press, Washington, D C pp 1045-1107
- CODESA 2003 Plan de Manejo de la Reserva Forestal El Montuoso. Autoridad Nacional del Ambiente, Republica de Panamá
- OHEN J E 1978 Food webs and niche space. Princeton University Press, Princeton, New Jersey 212 p

- JOHN J E BRIAND F and NEWMAN C M 1990 Community food webs Data and Theory Springer Verlag New York 308pp
- MOLEY P D and BARON J A 1996 Herbivory and plant defenses in tropical forest *Annual Review of Ecological Systematic* 27 305 335
- MORREA A GALDAMES C y STAPF M 2004 Catálogo de las plantas vasculares de Panamá. Santafé de Bogota Que becór World Colombia
- MURRAY T ITAMI J K and PRICE P W 1990 The window of vulnerability of a shoot galling sawfly to attack by a parasitoid *Ecology* 7(4) 1471 1482
- MUEVAS REYES P QUESADA M HANSON P and OYAMA K 2007 Interactions among three trophic levels and diversity of parasitoids A case of top down processes in Mexican tropical dry forest *Environmental Entomology* 36 792 800
- MUSOKA G STONE G N and MELIKA G 2005 The biology ecology and evolution of gall wasps En Raman A Schaeffer C W y Withers T M (eds) Biology ecology and evolution of gall inducing arthropods Science Publishers Inc Enfield 569 636
- MURPHY W G 1987 Flora of Panamá Checklist and index *Monogra Syst Bot Missouri Bot Gard* 17 18 1 1000
- MISERUD O and ØDEGAARD F 2007 A multiple site similarity measure *Biology Letters* 3 20 22
- MUNNE J A WILLIAMS R J and MARTINEZ N D 2002 Food web structure and network theory the role of connectance and size *Ecology* 99(20) 12917 12922
- MONTAL CAZALLA F M BUFFINGTON M L NORDLANDER, G LILJEBLAD J ROS FARRE P NIEVES ALDREY J L PUJADE VILLAR J and RONQUIST F 2002 Phylogeny of the Eucilinae (Hymenoptera Cynipoidea Figitidae) *Cladistics* 18 154 199
- MOURNIER, G R 1982 Palynostratigraphic analysis of cores from site 493 *Proc Deep Sea Drilling Proj Leg* 66 661 670
- MURPHY K J 1991 The magnitude of Global Insect Richness *Conservation Biology* 5(3) 283 296
- MURPHY K J GAULD I D and HANSON P 1996 The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica *Journal of Biogeography* 23 105 113

- GAULD I D 1991 The Ichneumonidae of Costa Rica, 1 *Memoirs of the American Entomological Institute* 47 1 589
- GAULD I and BOLTON B 1988 *The Hymenoptera* British Museum (Natural History) London 332 pp
- GAULD I D and DUBOIS J 2006 Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera Ichneumonidae Pimplinae) a taxonomic revision of spider ectoparasitoids *Systematic Entomology* 31 529–564
- GAULD I and HANSON P E 1995a The order Hymenoptera En Hanson P E y Gauld I (Eds) *The Hymenoptera of Costa Rica* The Natural History Museum London 4 6
- JODFRAY H C J 1994 *Parasitoids behavioral and evolutionary ecology* Princeton University Press Princeton 473 pp
- JOMEZ SANCHEZ J F 2007 Morfología Larval filogenia, biología y ecología de las redes tróficas de inquilinos y parasitoides (Hymenoptera Chalcidoidea, Cynipoidea) en agallas inducidas por Cynipidae en plantas distintas de *Quercus* Tesis Doctoral Universidad Complutense de Madrid y Consejo Superior de Investigaciones Científicas Madrid España 549 pp
- JOULET H and HUBER J T 1993 *Hymenoptera of the world An identification guide to families* Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario 668 pp
- JRISSELL E E 1995 Toryminae (Hymenoptera Chalcidoidea) Torymidae) A redefinition generic classification and annotated world catalog of species *Memoirs on Entomology International* 2 1-470
- IANSON P 1992 The Nearctic species of *Ormyrus* Westwood (Hymenoptera Chalcidoidea Ormyridae) *Journal of Natural History* 26 1333 1365
- IANSON P E and GAULD I D 1995 *The hymenoptera of Costa Rica* Oxford University Press London 893p
- IANSON P E and GAULD I D 2006 *Hymenoptera de la región Neotropical* *Memoirs of the American Entomological Institute* 77 1 994 pp
- IASSELL M P and MAY R M 1986 Generalist and specialist natural enemies in insect predator prey interactions *Journal of Animal Ecology* 62 45 58
- LAWKINS B A 1988 Do galls protect endophytic herbivores from parasitoids? A comparison of galling and non galling Diptera *Ecology Entomology* 13 473 477
- LAWKINS B A 1990 Global patterns of parasitoid assemblage size *Journal of Animal Ecology* 59 57 72

- LAWKINS B A and GOEDEN R D 1984 Organization of a parasitoid community associated with a complex of galls on *Atriplex* spp in southern California *Evolutionary Entomology* 9 271 292
- LAWKINS B A and LAWTON J H 1987 Species richness for parasitoids of British phytophagous insects *Nature* 326 788 790
- LAYWARD A and STONE G 2005 Oak gall wasp communities Evolution and ecology *Basic and Applied Ecology* 6 (5) 435 443
- ELL P A and DUNCAN P M 1986 Invertebrates mainly insects from the freshwater lower Cretaceous Koonwarra fossil bed (Koonburra group) South Gippsland Victoria En Jell P A and Roberts J (eds) Plants and Invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra fossil bed South Gippsland Victoria Assoc Austral Palaeo Mem No 3 Sydney pp 111 202
- ORDAN F 2003 Comparability The key to the applicability of food web research *Applied Ecology and Environmental Research* 1(1 2) 1 18
- ORDANO P 1987 Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal—connectance dependence asymmetries and coevolution *Am Nat* 129 657–677
- LAARTINEN R GRAHAM S HEARN J LOHSE K and ROSLIN T 2010 Revealing secret liaisons DNA barcoding changes our understanding of food webs *Ecological Entomology* DOI 10.1111 1365 2311
- LAPELLE M 1996 Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica Biodiversidad ecología, conservación y desarrollo INBIO Univ de Amsterdam Heredia, Costa Rica 319 p
- LEIGWIN L D Jr 1978 Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores *Geology* 6 630 634
- KINSEY A C 1937 Order Hymenoptera, family Cynipidae In Insects and Arachnids from Canadian amber Carpenter F M Folsom J W Essig E O Kinsey A C Brues C T Besel M W and Ewing H E (Eds) University of Toronto Studies Geological series 40 University of Toronto press Toronto 21 27
- ASALLE J and GAULD I D (eds) 1993 Hymenoptera and biodiversity C A B International Wallingford 348 pp
- ILJEBLAD J RONQUIST F NIEVES ALDREY J L FONTAL CAZALLA F ROS FARRE P GAITROS D and PUJADE VILLAR, J 2008 A fully web illustrated

- morphological phylo genetic study of relationships among oak gall wasps and their closest relatives (Hymenoptera Cynipidae) *Zootaxa* 1796 1 73
- ÆDIANERO E and NIEVES ALDREY J L 2010 a The genus *Amphibolips* Reinhard (Hymenoptera Cynipidae Cynipini) in the Neotropics with description of three new species from Panama *Zootaxa* 2360 47 62
- ÆDIANERO E and NIEVES ALDREY J L 2010 b Description of the first Neotropical species of *Bassettia* Ashmead 1887 (Hymenoptera, Cynipidae Cynipini) from Panama *Graellsia* 66(2) 213 220
- ÆDIANERO E and NIEVES ALDREY J L 2011 First record of the genus *Disholcaspis* Dalla Torre y Kieffer (Hymenoptera Cynipidae Cynipini) in the Neotropics with description of two new species from Panama *Zootaxa* 2802 23 33
- ÆDIANERO E NIEVES ALDREY J L and MELIKA G 2011a Two new Neotropical species of oak gall wasps of the genus *Loxaulus* Mayr (Hymenoptera Cynipidae Cynipini) from Panama *Zootaxa* 2811 37-46
- ÆDIANERO E NIEVES ALDREY J L and PUJADE VILLAR J 2011b The genus *Odontocynips* Kieffer 1910 (Hymenoptera, Cynipidae Cynipini) in Panama, with redescription of *Cynips championi* Cameron 1883 *Graellsia* 67(1) 35 46
- ÆEMMOTT J and GODFRAY H C J 1992 Parasitoids Webs En Lasalle J y Gauld I D eds) Hymenoptera and biodiversity CAB Internacional Wallingford Pp 217 234
- ÆEMMOTT J and GODFRAY H C J 1994 The use and construction of parasitoid webs En Hawkins B A and Sheenan W (Eds) Parasitoid Community Ecology Oxford University Press Oxford 300 318 pp
- ÆEMMOTT J GODFRAY H C J and GAULD I D 1994 The structure of a tropical host parasitoid community *J Anim Ecol* 63 521-540
- ÆENGE B A 1995 Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs patterns and importance *Ecol Monogr* 65 21-74
- ÆILLS N J 1993 Observations on the parasitoid complexes of budmoths (Lepidoptera Tortricoidea) on larch in Europe *Bulletin of Entomological Research* 83 103 112
- ÆORLEY R J 2000 Origin and evolution of tropical rain forest Wiley Chichester UK
- ÆARENDRAN T C 1999 Indo Australian Ormyridae (Hymenoptera Chalcidoidea) University of Calicut Kerala 227pp
- ÆIEVES ALDREY J L 1998 Insectos que inducen a la formación de agallas en las plantas una fascinante interacción ecológica y evolutiva *Boletín de la Sociedad*

- JIEVES ALDREY J L 2001 Hymenoptera Cynipidae En Fauna Ibérica, Vol 16 Ramos M A *et al* (eds) Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC Madrid 636 p
- JIEVES ALDREY J L y FONTAL CAZALLA F M 1999 Filogenia y Evolución del Orden Hymenoptera *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonense* 26 459-474
- JIEVES ALDREY J L and MEDIANERO E 2011 Taxonomy of inquiline oak gall wasps of Panama, with description of eight new species of *Synergus* Harting (Hymenoptera, Cynipidae Synergini) *Zootaxa* 2774 1 47
- JIEVES ALDREY J L GOMEZ J F HERNANDEZ NIEVES M y LOBO J M 2006 Los Cynipidae (Hymenoptera) de la Comunidad de Madrid lista anotada, mapas de distribución riqueza y estatus de conservación *Graellsia* 62(numero extraordinario) 371-402
- JIEVES ALDREY J L HERNANDEZ NIEVES M and GÓMEZ J F 2007 A new afrotropical species of *Ormyrus* Westwood 1832 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Ormyridae) *Graellsia* 63(1) pp 53 60
- JIXON C 2006 Global and Neotropical distribution and diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forests En Kappelle M (ed) Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests Chapter I Pp 2 13
- JOYES J S 2002 Interactive Catalog of World Chalcidoidea, 2ª ed The Natural History Museum and Dicky Yu CD ROM
- JH S and MANOS P S 2008 Molecular Phylogenetics and cupule evolution in Fagaceae s inferred from nuclear CRABS CLAW sequences *Taxon* 57 434-451
- ANIAGUA M R MEDIANERO E and LEWIS O T 2009 Structure and vertical stratification of plant galler parasitoid food webs in two tropical forests *Ecological Entomology* 34 310 332
- IMM S L 1982 Food webs Chapman & Hall London
- IMM S L LAWTON J H and COHEN J E 1991 Food web patterns and their consequences *Nature* 350 669 674
- OLIS G A and WINEMILLER, K O (Eds) 1996 Food webs integrations of patterns and dynamics Chapman & Hall New York
- RICE P W and CLANCY K M 1986 Interactions among three trophic levels gall size and parasitoid attack *Ecology* 67 (6) 1593 1600

- RICE P W FERNANDEZ G W and WARING G L 1987 Adaptive nature of insect galls *Environmental Entomology* 16 15 24
- UJADE VILLAR, J y HANSON P E 2006 Familia Cynipidae (Las avispas cecidógenas) En Hymenoptera de la Región Neotropical Pp 293 302 Hanson P e I D Gauld (Eds) Memoirs of the American Entomological Institute
- UICKE D L WYETH J FAUKE F BASIBUYUK H H and VINCENT J F 1998 Manganese and zinc in the ovipositors and mandibles of hymenopterous insects *Zool J Linn Soc* 124 387 396
- AMIREZ B W and MARSH P M 1996 A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasp with brachypterous males with description of two new species *Journal of Hymenoptera Research* 5 64 72
- ASNITSYN A P 1988 An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida) *Oriental Insects* 22 115 145
- ASPLUS J LA SALLE J DELVARE G MCKEY D and WEBBER, B L 2011 A new afrotropical genus and species of Tetrastichinae (Hymenoptera Eulophidae) inducing galls on *Bikinia* (Fabaceae Caesalpinoideae) and a new species of *Ormyrus* (Hymenoptera Ormyridae) associated with the gall *Zootaxa* 2907 51–59
- EDFERN M and ASKEW R R 1992 Plant galls En Naturalists Handbooks vol 17 Richmond Publishing Co Ltd Slough 99 pp Chalcidoidea asociados con agallas de Cynipid
- ONQUIST F 1994 Evolution of parasitism among closely related species phylogenetic relationships and the origin of inquilinism in gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae) *Evolution* 48 241 266
- ONQUIST F y Liljebald J 2001 Evolution of the gall wasp host plant association *Evolution* 55 (12) 2503 2522
- ONQUIST F and NORDLANDER G 1989 Skeletal morphology of an archaic cynipoid *Ibalia rufipes* (Hymenoptera, Ibalidae) *Entomologica Scandinavica Supplements* 33 1 60
- OKAS A MELIKA G ABE Y NIEVES ALDREY J L COOK J M and STONE G N 2003 Lifecycle closure lineage sorting and hybridization revealed in a phylogenetic analysis of European Oak gallwasp (Hymenoptera Cynipidae Cynipini) using mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetic Evolution* 26 36-45
- INGER, M S and STIREMAN J O 2005 The three trophic niche concept and adaptive radiations of phytophagous insects *Ecol Lett* 8 1247 1255

- HAW S R 1995 Braconidae En Hanson P E and Gauld I D (eds) *The Hymenoptera of Costa Rica* Oxford University Press Pp 431 463
- HAW M R and ASKEW R R 1976 Ichneumonidae (Hymenoptera) parasitic upon leaf mining insects of the orders Lepidoptera, Hymenoptera and Coleoptera *Ecological Entomology* 1 127 133
- HAW M R 2006 Habitat considerations for parasitic wasps (Hymenoptera) *Journal of Insect Conservation* 10(2) 117 127
- HEEHAN W and HAWKINS B A 1991 Attack strategy as an indicator of host range in metopiine and Pimplinae Ichneumonidae (Hymenoptera) *Ecological Entomology* 16 129 131
- HORTHOUSE J D 1973 The insect community associated with rose galls of *Diplolepis polita* (Cynipidae Hymenoptera) *Quaestiones entomologicae* 9 55 98
- STILING P and ROSSI A M 1997 Experimental manipulation of top down and bottom up factors in a trophic system *Ecology* 78 1602 1606
- STONE G N and COOK J M 1998 The structure of Cynipid oak galls patterns in the evolution of an extended phenotype *Proc R Soc Lond B* 265 979 988
- STONE G N and SCHONROGGE K 2003 The adaptive significance of insect gall morphology *Trends in Ecology and Evolution* 18(10) 512 522
- TOWNES H 1969 Genera of Ichneumonidae 1 *Memoirs of the American Entomological Institute* 11 1 300
- VALENCIA AVALOS S 2004 Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75 33 53
- VAN HEZEWIJK B H and ROLAND J 2003 Gall size determines the structure of the *Rabdophaga strobiloides* host parasitoid community *Ecological Entomology* 28 593 603
- VAAGE J K and GREATHEA D (Eds) 1986 *Insect Parasitoids* Academic Press London
- VARING G L and PRICE P W 1989 Parasitoid pressure and radiation of a gall forming group (Cecidomyiidae *Aspondyllia* spp) on creosote bush (*Larrea tridentate*) *Oecologia* 79 293 299
- VEBB S D and RANCY A 1996 Late Cenozoic evolution of Neotropical mammal fauna En Jackson J B C Budd A F y Coates A G (eds) *Evolution and environment in tropical America* University of Chicago Press Chicago IL

- WEIS A E 1982a Resource utilization patterns in a community of gall attacking parasitoids *Environmental Entomology* 11 809 815
- WEIS A E ABRAHAMSON W G and MCCREA K D 1985 Host gall size and oviposition success by the parasitoid *Eurytoma gigantea* *Ecological Entomology* 10 341 348
- WIEBES RIJKS A A and SHORTHOUSE J D 1992 Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls En Shorthouse J D y Rohfritsch O (eds) Biology of insect induced galls Oxford University Press New York 238 257